P169

Dup
M.MS

This Volume
WAS GIVEN TO THE
Manchester Medical Society,
BY
T. Windsor Esqre
of Manchester
November 1893

22502813444

MANCHESTER
MEDICAL
SOCIETY

BOUND BY CHARLES WINSTANLEY,
44, BRAZENNOSE ST. MANCHESTER.

ONDERZOEKINGEN

GEDAAN IN HET

PHYSIOLOGISCH LABORATORIUM

DER

UTRECHTSCHE HOOGESCHOOL.

UITGEGEVEN

DOOR

F. C. DONDERS EN Th. W. ENGELMANN.

DERDE REEKS.

III.

(6 plates)

MANCHESTER MEDICAL SOCIETY

UTRECHT,
W. F. DANNENFELSER.
1875.

WELLCOME
LIBRARY
General Collections
M
9978

Stoomdruk van P. W. van de Weijer, Utrecht.

MANCHESTER MEDICAL SOCIETY

INHOUD.

AFLEVERING I.

(Hierbij Plaat I—III).

Bladz.

I. Proeven ter bepaling van het knooppunt voor excentrisch in het oog vallende lichtstralen, door Dr. E. Landolt en Dr. Nuël 1

II. Onderzoekingen over de gevolgen van gezichtszenuw-doorsnijding bij den kikvorsch, door Dr. Valdemar Krenchel 14

III. Over de werking van muscarine op de accommodatie en de pupil, door Dr. Valdemar Krenchel 22

IV. Over de normale incongruentie der netvliezen, door Dr. F. D. A. C. van Moll. (Hierbij Plaat I en II). . . 39

V. Imbibitie als oorzaak van electriciteits-ontwikkeling, door Th. W. Engelmann. 82

VI. Een woord over het mechanisme van het zuigen, door F. C. Donders 94

VII. De electro-motorische verschijnselen der spierzelfstandigheid van het hart, eerste stuk, door Th. W. Engelmann 101

VIII. De parallelle rolbewegingen der oogen, door Dr. M. E. Mulder. (Met plaat III) 118

IX. Naschrift, over de wet der ligging van het netvlies in betrekking tot die van het blikvlak, door F. C. Donders 185

AFLEVERING II.

(Hierbij Plaat IV—VI.)

I. Contractiliteit en dubbelbrekend vermogen, door Th. W. Engelmann 1
II. De correspondeerende netvlies-meridianen en de symmetrische rolbewegingen, door F. C. Donders. (Met Plaat IV) 45
III. Over de geleiding der irritatie in de hartspier, door Th. W. Engelmann. 79
IV. Over ontwikkeling en voortplanting van infusoria, door Th. W. Engelmann (Met Plaat V en VI.) 99
1. Ontwikkeling van Opalina ranarum binnen het darmkanaal van den kikvorsch 100
2. Ware knopvorming bij Vorticella 105
3. Verdere lotgevallen der knoppen van Vorticella microstoma: knopvormige conjugatie 112
4. Over de zoogenoemde embrya der infusorien 116
5. Over het conjugatie-proces en zijne gevolgen 141
A. Paramaecium aurelia en verwante soorten. 146
B. Stylonychia pustulata, histrio en verwante soorten. 157
C. Vorticella microstoma en Epistylis plicatilis. 168
6. Theoretische beschouwingen omtrent de beteekenis van het conjugatie-proces. Physiologische en morphologische beteekenis van nucleus en nucleolus. Verschillende vormen van geslachtelijke differentiatie der infusoria 177
Verklaring der afbeeldingen 186

MANCHESTER MEDICAL SOCIETY

PROEVEN TER BEPALING VAN HET KNOOPPUNT VOOR EXCENTRISCH IN HET OOG VALLENDE LICHTSTRALEN,

DOOR

Dr. E. LANDOLT en Dr. NUËL.

Alle tot nog toe gedane bepalingen, omtrent de ligging der cardinale punten van het oog, hebben betrekking op de oogas. Zij zijn dus, even als bij optische instrumenten, slechts geldig voor stralen, die in de as of onder een kleinen hoek daarmeê invallen en zich dus ook in een slechts kleinen kring rondom de achterste pool, de fovea centralis, vereenigen.

Juist daarin bestaat nu echter een groot onderscheid tusschen het oog en optische instrumenten, dat bij 't oog niet alleen de centrale, maar ook de zeer schuins invallende stralen gebruikt worden, die dan ook nog scherpe netvliesbeelden geven.

Een bewijs hiervoor ligt reeds dáárin, dat men met den oogspiegel ook de meest peripherisch gelegene gedeelten van het netvlies nog zeer duidelijk ziet; maar bovendien hebben Volkmann, 1) Weber, 2) Aubert en

---

1) Volkmann. Wagners Handwörterbuch III. 1 pag. 334. 1846.

2) Weber. Leipziger Berichte. II pag. 134. 1852.

Förster 1) er op opmerkzaam gemaakt, hoe scherp de op de peripherie van het netvlies geworpene beelden zijn, die men bij albinotische oogen, door de sclera heen, kan waarnemen.

't Is daarom van belang, de optische eigenschappen, ten minste de ligging van het achterste knooppunt, voor schuins in het oog vallende stralen te leeren kennen, des te meer, daar dit punt bij de schatting der grootte en het orienteeren bij het indirecte zien, van de hoogste beteekenis is. We hebben getracht, de ligging van het knooppunt, voor centrale zoowel als excentrische stralen, op dezelfde wijze te bepalen als reeds vroeger door Volkmann 2) beproefd werd, n. l. met behulp van door de sclera heenschemerende beelden van albinotische dieren. We gebruikten daartoe oogen van witte konijnen en bepaalden daarbij het punt, waar zich de stralen kruisen, die van het voorwerp naar het beeld gaan.

Ook bij het konijnenoog krijgt men, zooals bekend is, evenals bij menschen, van zeer ver van de as verwijderde deelen nog zeer scherpe ophthalmoscopische beelden.

Wat den vorm van het konijnenoog betreft, zoo onder-

Fig. 1.

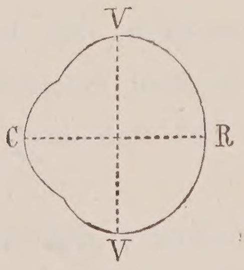
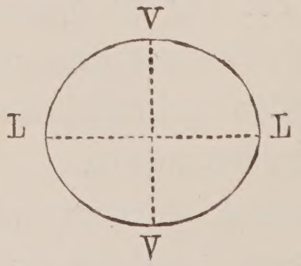


Fig. 2.



1) Aubert und Förster: Beiträge zur Kenntniss des indirecten Sehens. v. Graefe's Archiv. III. 2 pag. 34. 1857.

2) Volkmann. Neue Beiträge zur Physiologie des Gesichtssinnes. Cap. IV. pag. 24. Leipzig 1836.

scheiden we daaraan drie middellijnen van verschillende lengte (fig. 1 en 2), waarvan twee ongeveer in het horizontale vlak liggen, terwijl de andere loodrecht daarop staat. Wij maten ze óf direct met een passer, óf ook doordien we het oog achtereenvolgens in de richting van zijne drie middellijnen voor een wit vlak ophingen en de schaduw nateekenden, die door een ver verwijderd licht daarop was geworpen. Aan deze schaduwen lieten zich de gezochte afmetingen met genoegzame nauwkeurigheid bepalen.

Noemen wij (fig. 1) C. R. den afstand van de cornea tot de retina, de diameter antero-posterior, zoo is deze de kortste van de drie. Hij bedroeg bijv. in een geval 16,6 mm.

L. L. (fig. 2) de diameter, die in hetzelfde vlak loodrecht daarop staat en ongeveer met de ooglidspleet overeenkomt, is de langste en bedroeg in hetzelfde geval 18,5 mm. De verticale diameter V. V. (fig. 2) is in grootte de middelste en bedroeg in hetzelfde geval 17 mm.

De nervus opticus treedt op ongeveer 5 mm. van de achterste pool in.

Wat de refractie betreft, zoo zijn konijnen, evenals bijna alle zoogdieren, in hoogen graad hypermetropisch. Het onderzoek met den oogspiegel toonde regelmatig eene hypermetropie van minstens $^1/_{14}$ en meer.

Dit is des te opmerkelijker, daar konijnen, zooals bekend is, een uiterst dunnen musculus ciliaris hebben. Aangezien wij de refractie vóór en na den dood onderzochten, zoo constateerden we bovendien het zeer interessante feit, dat de refractie na den dood toeneemt. In één geval b.v, vonden wij gedurende het leven hypermetropie $^1/_9$, na den dood nog minder dan $^1/_{20}$. De overige gevallen gaven ongeveer dezelfde verschillen.

Deze waarneming zou wederom pleiten voor de theorie

van Helmholtz, wanneer men n. l. aanneemt, dat na den dood, door volkomene verslapping van de zonula Zinnii, of door vermindering der intraoculaire drukking, ten gevolge van den afvoer van het bloed, de lens, slechts hare elasticiteit volgend, boller wordt. Overigens is het niet altijd zeer gemakkelijk, de refractie bij doode oogen te bepalen, daar het epithelium der cornea zeer spoedig troebel wordt, en de meer of minder bloedledige vaten der retina niet meer zoo duidelijk kunnen worden waargenomen.

Bij onze bepalingen van het knooppunt gingen we op de volgende wijze te werk:

Na de bepaling der refractie werd het oog zorgvuldig geënucleëerd en op een kleinen standaard gelegd. Dan werd de kamer donker gemaakt en werden op een tafel 3 even hooge kaarslichten op dezelfde wijze geplaatst als bij metingen met den ophthalmometer. Hun onderlinge afstand werd nauwkeurig gemeten.

In een as, die loodrecht stond op het midden tusschen het eene licht *a* en het midden *n* van de beide andere lichten (verg. fig. 3), plaatsten wij, op een eveneens nauwkeurig gemeten afstand, het konijnenoog en daarachter den ophthalmometer.

Daar wij eerst de ligging van het knooppunt voor centrale stralen wilden bepalen, werd het oog, met de cornea naar de lichten gekeerd, eerst zoo geplaatst, dat zijne as met die van den ophthalmometer samenviel. Zoo ontstonden aan de achterste pool van den bulbus 3 omgekeerde beelden van de lichten, die zeer duidelijk door de sclera heenschemerden. Hun onderlinge afstand liet zich zeer nauwkeurig met den ophthalmometer bepalen.

Hierop werd het oog 30° om zijne horizontale as gedraaid, zoodat de cornea naar boven zag en de lichtstralen

dicht bij haren rand invielen. De beelden werden dan op de peripherie van het netvlies geworpen. Hierbij bleek, dat men nog beelden krijgt, wanneer de as van het oog volkomen vertikaal en het pupilvlak iets hooger staat dan de vlammen, derhalve het invallende licht een hoek van meer dan 90° met de as vormt.

Deze beelden liggen echter reeds zeer peripherisch, ongeveer in de streek der ora serrata. Ze zijn iets diffuser dan de meer centrale, maar vooral veel zwakker verlicht: dit laat zich ten deele daaruit verklaren, dat voor stralen, die onder zulk een grooten hoek met de as invallen, de pupil-perspectief tot een lineaire spleet wordt verkort, ten deele echter, doordien er zeer veel licht aan de voorvlakte der cornea wordt gereflecteerd.

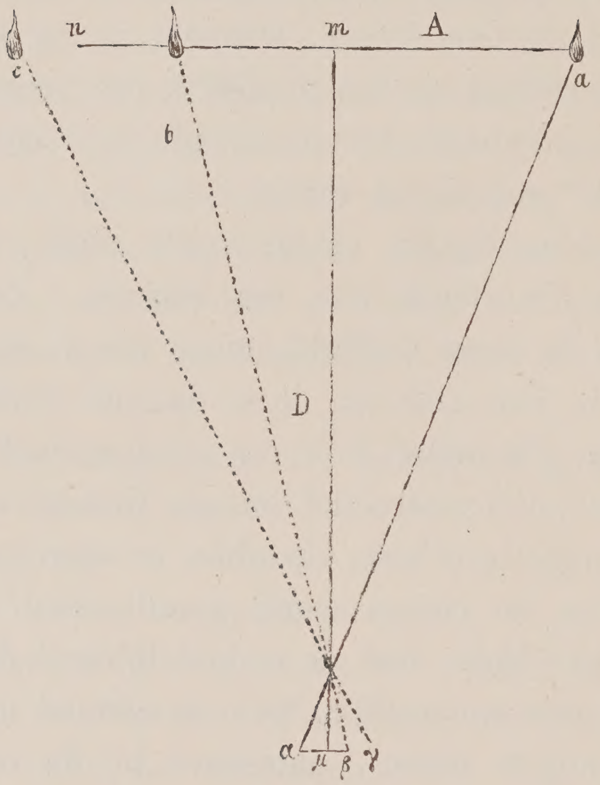
Het zwakke licht, niet de onduidelijkheid der beelden, maakte het ons onmogelijk, hunnen afstand in de uiterste peripherie nog te meten, aangezien bij de verdubbeling door de ophthalmometer-platen de lichtintensiteit nog tot op de helft verminderd wordt.

De uiterste beelden, die wij nog maten, waren 5 mm. van den cornea-rand verwijderd, dus niet ver van den aequator. Verbindt men een punt van het beeld met het daaraan beantwoordende punt van het voorwerp door eene lijn, zoo vormt deze met de as van het oog een hoek van ongeveer 70°.

Hoe scherp en duidelijk deze beelden nog zijn, bewijzen de geringe verschillen, die wij bij herhaalde metingen kregen.

Kent men de grootte van het beeld, de grootte van het voorwerp en hun afstand, dan kent men ook de plaats van het tweede knooppunt. Het ligt n.l. daar, waar zich de lijnen kruisen, die men zich getrokken denkt tusschen bepaalde punten van het voorwerp en de daaraan beantwoordende punten van het beeld. Vgl. fig. 3.

Fig. 3.



a, b, c, zijn de drie lichten, α, β, γ hunne beelden in het oog, in ons geval op de achtervlakte van de sclera 1), waar we namelijk de beelden waarnamen. Het knooppunt ligt dus in o. Zijn afstand van de sclera $o\,\alpha = g$ vinden wij uit de twee gelijkvormige driehoeken $a\ m\ o$ en $\alpha\ o\ \mu$.

We kennen daarvan:

$a\,m$ = A = halve grootte van het voorwerp. 2)

---

1) Het is natuurlijk onverschillig, of wij de ligging van het knooppunt van de retina of van de sclera afrekenen, des te meer, omdat het ons hoofdzakelijk slechts te doen is om de relatieve ligging, voor het centrum en voor de peripherie.

Wil men den afstand van de retina kennen, dan moet men eenvoudig van de waarde g de dikte der sclerotica aftrekken.

2) Daar wij met den ophthalmometer de grootte van het voorwerp daardoor vinden, dat wij in de verdubbelde beelden van het voorwerp $a\ b\ c$ het beeld van a midden tusschen de andere brengen.

$a\,\mu = a' =$ halve grootte van beeld.

$\mu\, m = D =$ afstand van het beeld en voorwerp.

Het kleine verschil, dat daardoor kon ontstaan, dat we D van de achterste pool van den bulbus en niet van het midden μ der koorde uit gemeten hebben, kan geen merkbare fout veroorzaken, daar het nog niet eens 1 mm. bedraagt en dus tegenover de geheele lengte D van 1000 tot 2000 mm. geheel verdwijnt.

Wij stellen dus, wanneer $\mu\, o = x$:

$$\frac{x}{D-x} = \frac{a'}{A}$$

1) $$x = \frac{a\,D}{A + a'}$$

en daar $g^2 = x^2 + a^2$,

2) $$g = \sqrt{x^2 + a^2}.$$

Nemen we nu tot voorbeeld

Experiment I.

1) centrum. Het geënucleeërde konijnoog had een diameter antero-posterior (C. R. fig. 1) van 16.5 mm. en een langere horizontale diameter van 29.25 mm.

De afstand van de achterste pool van den bulbus tot aan het midden van de tafel, waarop de lichten stonden, D, was = 1760 mm. De afstand van het eene licht a tot het midden der beide anderen, $a\ n$, bedroeg 500 mm. Dus de halve grootte van het voorwerp A = 250 mm. De hoek tusschen de ophthalmometerplaten, ter bepaling van de grootte van het beeld, bedroeg gemiddeld uit 5 aflezingen 42°,07.

De halve grootte van het beeld a, = 1.39. mm.

Hieruit volgt voor de waarde van x naar formule 1)

$$x = \frac{1.39.\ 1760}{250 + 1{,}39} = 9{,}731 \text{ mm.};$$

voor den afstand van het achterste knooppunt tot de sclera:

$$g = \sqrt{1{,}39^2 + 9{,}731^2} = 9{,}830 \text{ mm.}$$

2) Peripherie. Hetzelfde oog werd zoo gedraaid, dat de beelden der drie lichten 5 mm. van den cornea-rand verwijderd waren.

Hierbij bleven A en D dezelfde waarde behouden als voor het centrum.

De hoek van de ophthalmometer-platen was gemiddeld = 39,8;
dus de halve grootte van het beeld

$$a' = 1{,}285 \text{ mm.}$$

hieruit volgt

$$x = \frac{1{,}285.\ 1{,}760}{250^\circ + 1{,}285} = 9{,}00 \text{ mm.}$$

Hieruit volgt voor den afstand van het achterste knooppunt tot sclera, voor de peripherie:

$$g = \sqrt{1{,}285^2 + 9{,}00^2} = 9{,}091 \text{ mm.}$$

Nadat wij op deze wijze nog bij andere geënucleëerde oogen met merkwaardige overeenstemming geconstateerd hadden (zie tabel bl. 10), dat het achterste knooppunt voor de peripherie nader bij de retina ligt dan voor het centrum, scheen het ons wenschelijk, dezelfde onderzoekingen ook bij levende dieren te doen.

Tot dit doel maakten we bij een albinotisch konijn de tracheotomie, brachten eene canule in en onderhielden kunstmatige respiratie.

Hierop werd het dier gecurariseerd. In dezen toestand verwijderden wij het bovenste ooglid, benevens de huid en een gedeelte van den bovensten orbitaalrand. Door zachte trekking kon men zoo zeer gemakkelijk de achterste pool van het oog blootleggen en de beelden zien van voorwerpen, die in de as gelegen waren. Om deze

nog scherper te zien, en de retina zoo veel mogelijk in de nabijheid te kunnen meten, prepareerden wij eene plaats aan de achterste pool geheel schoon.

Nu werd het dier zoo geplaatst, dat zijn oog zich weêr juist op dezelfde plaats bevond als vroeger de geënucleëerde. We kregen op deze wijze even zuivere beelden als in de andere gevallen en gingen ook op volkomen dezelfde wijze te werk.

Experiment IV

Het levende konijn had eene hypermetropie van 1/14.

De diameter antero-posterior was = 15 mm.

De horizontale diameter = 17 mm.

De verticale diameter = 15,5 mm.

1) Centrum. De afstand van de achterste pool tot aan de tafel D bedroeg 845 mm.

De halve grootte van het voorwerp A was = 204,18 mm.

De hoek van den ophthalmometer = 57°6.

Dus de halve grootte van het beeld = 2,20 mm.

Hier uit volgt $x = \frac{2,20 \times 845}{204,18 + 2.20} = 9,00$ mm.

De afstand van het achterste knooppunt tot de retina voor het centrum

$$g = \sqrt{9,00^2 + 2,20^2} = 9,265 \text{ mm.}$$

2) Peripherie. Afstand van het oog en de tafel, alsook de grootte van het voorwerp, bleven dezelfde.

De beelden wierpen we op eene plaats, die 5 mm. van den cornea-rand was verwijderd en vonden den hoek van de ophthalmometerplaten = 54,°3.

Dus de halve grootte van het beeld = 2,005 mm.

Hieruit volgt $x = \frac{2,005 \times 845}{204,18 + 2,005} = 8,217$

en de afstand van het achterste knooppunt en sclera voor de peripherie

$$g = \sqrt{8,217^2 + 2,005^2} = 8,457 \text{ mm.}$$

Vatten we onze gevallen samen, dan hebben we 1):

	Grootte v. h. beeld.		Afstand. v. h. knooppunt tot de retina.		Verhouding
	Centrum m.m.	Peripherie m.m.	Centrum	Peripherie	1:
Geval I.	1,39	1,285	9,830	9,091	1,08
Geval II.	1,29	1,205	9,762	9,121	1,07
Geval III.	1,375	1,276	9,610	8,984	1,07
Geval IV.	2,20	2,005	9,265	8.457	1,09

Wij zien dus, dat de beelden op de peripherische, dichter bij den aequator gelegene deelen der retina, 1,07 tot 1,09 maal kleiner zijn, dan de centrale, dat dus ook het knooppunt voor peripherisch invallende stralen 1,07 tot 1,09 maal dichter bij de retina ligt, dan voor axiale stralen.

Dit bewijst op zich zelf nog niet, dat wij voor peripherie en centrum gescheidene knooppunten moeten aannemen, want de vorm van den bulbus kon toch zoodanig zijn, dat een punt in de oogas juist 1,07 tot 1,09 maal verder van de achterste pool verwijderd was, dan van de plaats, waar wij de beelden gemeten hebben. Of dit

1) Het is interessant, dat de grootste verhoudingsgetallen 1.08 en 1.90 juist in geval I en IV voorkomen, waar wij slechts 5 m.m. van den cornea-rand, dus meer peripherisch, gemeten hebben, dan in de beide andere gevallen.

werkelijk zoo is, moet ons eerst de vergelijking onzer resultaten met den vorm der oogen leeren.

Teekenen we daartoe, naar de gevondene afmetingen, de omtrekken van ieder oog afzonderlijk fig. (4 tot 7),

Fig. 4.

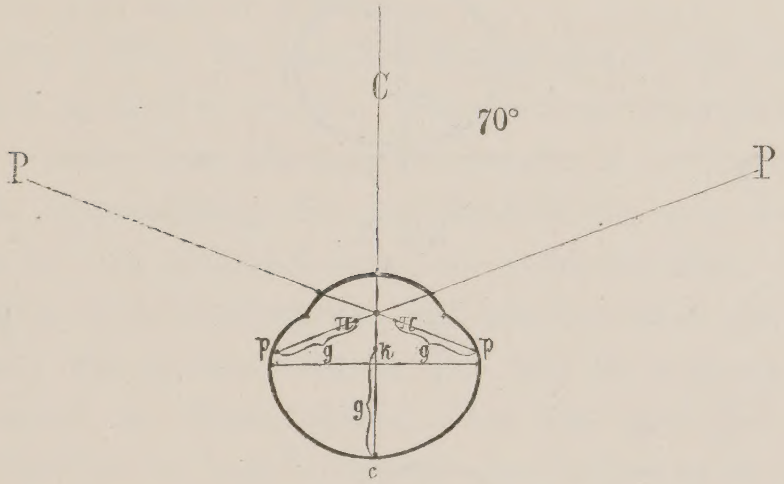
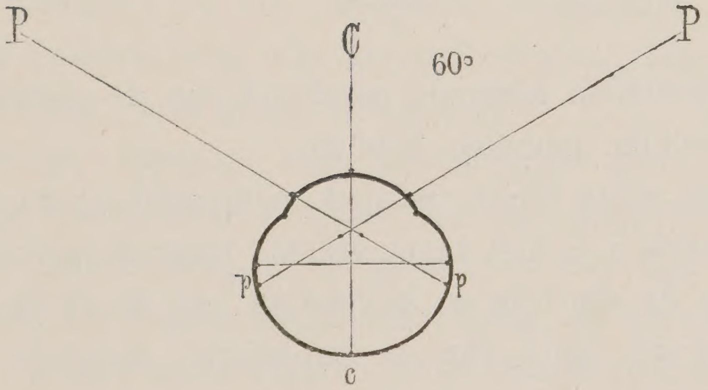


Fig. 5.



en zoeken we de punten op, waarin wij de beelden gemeten hebben. Van hieruit trekken we de richtingslijnen: voor de achterste pool de as *c* C, voor de peripherische punten lijnen, die, al naardat de punten dichter bij den rand der cornea of verder daarvan af liggen, een hoek van 60° tot 70° met de as vormen.

Op deze lijnen moeten de knooppunten liggen, en wel

Fig. 6.

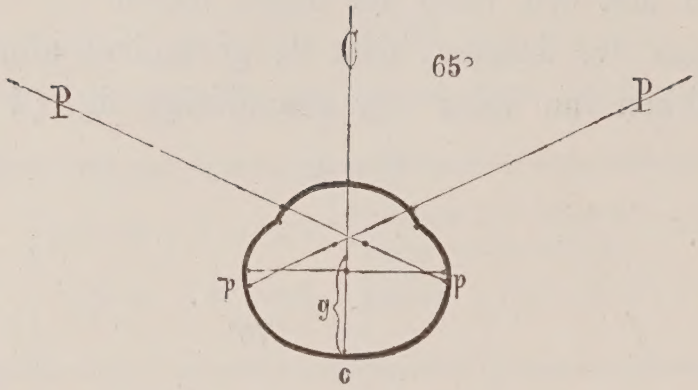
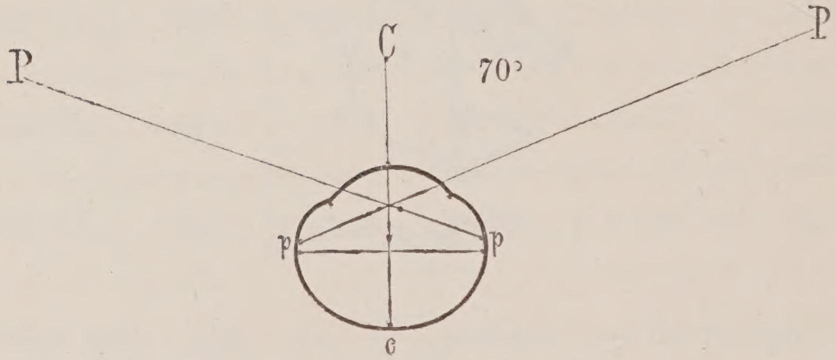


Fig. 7.



op den gevonden afstand, gerekend van de punten, waar wij de beelden gemeten hebben.

Op deze wijze blijkt, dat de knooppunten voor centrum *k* en peripherie π π niet samenvallen, maar de peripherische iets vóór de centrale en bovendien van de as verwijderd zijn naar die zijde van de peripherie, waar de beelden liggen.

Groot is echter dit verschil in de ligging der knooppunten niet.

Wat het indirecte zien betreft, zoo bevestigen deze onderzoekingen wederom het feit, waarop ook reeds Weber (l. c.) alsmede Aubert en Förster, gewezen hebben, en wat ook de oogspiegel bewijst, dat de onduidelijkheid van het indirecte zien niet berusten kan op de onduide-

lijkheid van de op de peripherie van het netvlies ontstaande beelden.

Inderdaad zijn deze, zelfs onder een hoek van meer dan 70° met de oogas, nog zeer scherp, en slechts hunne lichtzwakte verhinderde ons, ze tot ophthalmometrisch doel aan te wenden.

Verder hebben we ook wel geconstateerd, dat de beelden des te kleiner worden, hoe meer ze in de peripherie liggen; maar deze afneming in grootte is veel geringer, dan de vermindering der gezichtsscherpte naar de peripherie toe, en verklaart deze ook volstrekt niet.

Wat de ontwikkeling van het netvlies in de peripherie aangaat, zoo onderscheidt ze zich van de centrale, zooals bekend is, hoofdzakelijk door het geringer aantal gangliëncellen en kegels, terwijl de staafjes en de overige lagen der retina, allen voorhanden zijn.

Ook bij konijnen vinden wij op de plaatsen, waar wij gemeten hebben, en die wij door ingestoken naalden aangeduid hadden, nog alle lagen der retina, bepaaldelijk de staafjeslaag, volkomen ontwikkeld.

We zullen daarom wel genoodzaakt zijn, de zoo aanzienlijk verminderde functiën van den gezichtszin, met name de qualitatieve, in de peripherie van het netvlies te verklaren uit de gebrekkige verlichting, en uit het geringer aantal gangliëncellen, wat zeker wel in verband staat met een minder aantal zenuw-eindigingen.

ONDERZOEKINGEN OVER DE GEVOLGEN VAN GEZICHTSZENUW-DOORSNIJDING BIJ DEN KIKVORSCH.

DOOR

Dr. VALDEMAR KRENCHEL,

uit Kopenhagen.

Op aansporing van Prof. Donders, heb ik in den zomer van 1873 eenige onderzoekingen in het werk gesteld met het doel, de na doorsnijding der gezichtszenuw bij den kikvorsch waargenomen degeneratie der zenuwvezelen tot in haar meest peripherische intra-oculaire einden te vervolgen. In de eerste plaats heb ik de proeven van Berlin 1) herhaald. Bij 27 kikvorschen verrichtte ik de operatie, deels volkomen volgens de methode van Berlin, deels met niet wezenlijke veranderingen. In 2 gevallen hadden geene veranderingen in het oog plaats: in beide gevallen bleek, dat de doorsnijding niet gelukt was. In alle overige gevallen zag men direct bloedsophooping in de netvliesvaten, en in het verder beloop waren steeds de door Berlin beschreven phenomena aan te toonen, in zooverre, namelijk, de dieren

1) Sitz.-ber. der Ophth. Ges. 1871.

nog in leven konden gehouden worden. De witte troebelheid der retina was altijd zeer duidelijk, meermalen kwam te gelijker tijd loslating van het netvlies voor, en bij de weinige kikvorschen, die lang genoeg leefden, ontwikkelde zich ook later het door Berlin gegeven beeld van eenen donkeren, met witte vlekken bezaaiden fundus oculi. Overigens moet ik er bijvoegen, dat ik bij enkele kikvorschen, die niet geopereerd waren, vlekken gevonden heb, die op dezelfde wijze verdeeld waren, denzelfden vorm hadden en in gelijk aantal voorkwamen; echter waren de vlekken nooit zoo wit, als bij geopereerde dieren. Deze physiologische varieteit heeft niets vreemds; want de vlekken beantwoorden immers ook in het zieke oog aan normale interstities van het choroidaal weefsel en treden maar duidelijker te voorschijn, als het pigment-epithelium doorschijnend wordt. — Ook mikroskopisch zag ik hoofdzakelijk hetzelfde als Berlin. Slechts in één geval, dat bij onderzoek met den oogspiegel niet van de andere afweek, vond ik bij mikroskopisch onderzoek eene duidelijke ontstekingachtige aandoening van het netvlies, daar alle lagen, met uitzondering der staafjes, met korrelcellen gevuld waren. Ook in dit geval werden bovendien de gewone veranderingen aangetroffen: verkleuring der epitheliumlaag, pigment in de retina en korrelige degeneratie der zenuwvezelen.

Berlin zelf heeft het vermoeden uitgesproken, dat de door hem beschreven verschijnselen niet het gevolg zouden zijn der zenuwdoorsnijding, maar eenvoudig van het bij zijne methode onvermijdelijke doorsnijden der vaten. Ik ben het volkomen met hem eens, beschouw echter de zaak zoo, dat niet alleen de doorsnijding der retinaalvaten, maar ook die der ciliairvaten invloed kan hebben, zoodat de veranderingen in de pigmentlaag niet eens

het besluit rechtvaardigen, dat de voeding der epitheliumcellen van de retinaalvaten afhangt. Ik heb in één geval gangreen der cornea, in een ander gangreen van het geheele oog gezien.

De onafhankelijkheid van al deze veranderingen van de doorsnijding der zenuw kon ik klaar in het licht stellen, nadat het mij gelukt was, de zenuw binnen den schedel zonder verwonding der vaten te doorsnijden. In den beginne kon ik deze operatie niet zeker uitvoeren, zonder het leven der dieren te veel in de waagschaal te stellen; ook bij Lehmann 1), die eveneens binnen den schedel opereerde, stierven bijna alle kikvorschen binnen 14 dagen en slechts één was op den 21sten dag nog overgebleven. Later gelukte het mij, de operatie zeker uit te voeren en de meeste dieren, in den kikvorschbak van het physiologische Laboratorium, die met het stroomend cingel-water in verband staat en waarin de kikvorschen, levende als in de vrije natuur, voortgaan voedsel tot zich te nemen, maanden lang in het leven te houden.

Opent men aan de onderzijde den schedel van een kikvorsch voorzichtig, dan ligt het chiasma n. optic. aan de basis der hersenen klaar voor oogen. Heeft men het maar eenmaal gezien, dan overtuigt men zich gemakkelijk, dat het bij de meeste exemplaren ook zonder openen des schedels kan gezien worden, daar het, na insnijden en terugschuiven van het slijmvlies van den pharynx, als een onduidelijke dwarse band, een weinig naar achter van den aequator van het oog, door de beenderen heen schemert. Als men nu het scherpe einde van eene kleine, maar sterke schaar achter de zenuw, door de beenderen heen in de richting naar boven en voren stoot, tot men het

1) Dissert. Dorpat 1857.

schedeldak bereikt, zoo doorsnijdt men bij het stuiten der schaar de zenuw, terwijl men te gelijker tijd de basis cranii in de lengte open splijt. Blijft men juist op de middellijn, dan wordt het chiasma zelf midden door gedeeld; snijdt men iets meer zijdelings, dan wordt de eene n. opticus, benevens de tractus derzelfde zijde, doorsneden.

Deze methode van opereeren is zeker: toch zal men zich natuurlijk in elk geval bij het onderzoek, post mortem, van den toestand der zenuw overtuigen. Snijdt men in de richting naar achter, dan wordt het verlengde merg gemakkelijk gewond en duurt het leven slechts kort. — Dat men werkelijk bij deze operatie geene circulatie-stoornis in het leven roept, daarvan kan men zich bij onderzoek met den oogspiegel overtuigen:

Men vindt namelijk bij de aldus geopereerde kikvorschen tot zes maanden na de operatie, in het algemeen geene veranderingen in het oog, noch bij ophthalmoskopisch 1), noch bij mikros-

1) Ook bij gepolariseerd licht was de fundus altijd normaal. Bij den kikvorsch, in tegenstelling van menschen, wordt de fundus, die blauwachtig grijs reflecteert, altijd volkomen donker, wanneer de twee Nicols dien stand hebben, waarbij de hoornvliesreflex verdwijnt, zooals Zenker terecht aangegeven heeft (Max Schultze's Archiv Bd. III); alleen de roode aderen in de hyaloidea zijn nog op den zwarten grond te zien. Dit berust waarschijnlijk daarop, dat, bij den kikvorsch al het uit het oog komende licht gereflecteerd is door de retina, met andere woorden, dat wij gewoonlijk de chorioidea door de dikke pigmentlaag heen niet zien kunnen; want ook bij menschen verdwijnt de retina bij denzelfden stand der Nicols: slechts wordt onze fundus oculi daardoor niet veel minder lichtgevend, daar de onregelmatige en dus depolariseerende reflex der chorioidea en door deze heen die der sclera de eigenlijke lichtbron van den geel rooden fundus bij den mensch is, hetgeen ik (tegenover Zenker) zelfs voor sterk gepigmenteerde oogen (van een Japanner b. v.) kon constateeren. Evenzoo volkomen verdwijnt, dat zij ter loops opgemerkt, de

kopisch onderzoek. De bloedsomloop in de vaten der hyaloidea blijft onveranderd, retina en pigmentlaag blijven er normaal uitzien. Voor het mikroskopisch onderzoek heb ik in eenige gevallen het netvlies in verschillende reagentia, voornamelijk osmiumzuur, verhard; het werd mij echter duidelijk, dat zich fijne veranderingen op deze wijze niet laten constateeren, en ik heb daarom ten laatste aan het onderzoek der frische retina de meeste waarde gehecht. Als men eene kikvorsch-retina in glasvocht of ½ procent keukenzout-oplossing op een objectglas uitbreidt, zoodat de hyaloidea met de vaten naar boven gekeerd is, ziet men, bij verschillende instelling, de zenuwlaag onder de vaten zeer mooi fijn gestreept en zacht golvend, en daaronder de gangliëncellen met hare groote

---

witte streep der netvliesvaten, zooals Prof. Donders heeft aangetoont, waardoor bewezen is, dat dit licht direct afkomstig is van de gladde oppervlakte van het vat of van de bloedkolom en niet van trugkaatsing door den fundus oculi en breking door het vat (Lorring). Want in het laatste geval zou het, evenals in het overige gedeelte van den fundus, gedepolariseerd zijn en kon alzoo door de omdraaiing des Nicols niet verdwijnen. Nu schijnt het a priori niet onwaarschijnlijk, dat kleine ziekelijke veranderingen der kikvorsch-retina, die in den blauwachtig grijzen fundus niet gemakkelijk gezien worden, de oorzaak konden zijn van eene onregelmatige terugkaatsing van licht, zoodat een gedeelte van het gepolariseerde licht gedepolariseerd werd, en alzoo de fundus in geen stand van de Nicols volkomen donker scheen, veelmeer zelfs de ziekelijke gedeelten der retina bij dit onderzoek op den zwarten grond duidelijk op den voorgrond traden. Bij menschen verhouden zich eenige troebelheden der ritina op dezelfde wijze (Coccius, Erinnerungsschrift der Augenanstalt zu Leipzig, 1870). Echter bleef, zooals gezegd is, ook wat dit betreft, de kikvorsch-retina altijd normaal. Overigens had ook de witte troebelheid der retina van kikvorschen, volgens de methode van Berlin geopereerd, geen depolariseerende werking op licht.

kernen, die bijzonder te voorschijn komen, als men ze $^1/_4$—$^1/_2$ uur liggen laat. Men kan de retina zoo los praepareeren, dat men de intrede van den opticus mede neemt en de uitstraling der zenuwvezelen in alle richtingen zien kan. Het onderzoek op deze wijze verricht, werden de zenuwvezelen altijd volkomen normaal bevonden, zooals ook Prof. Engelmann in één geval, 5 maanden na de doorsnijding constateerde. Niet minder gezond waren de overige netvlieslagen met staafjes en kegels en de pigment-epitheliumcellen met hare uitloopers.

Slechts in een geval kreeg ik eene afwijking. Een kikvorsch, die bij de operatie eene buitengewoon groote snede ontvangen had en waarbij gedurende de eerste dagen algemeene tetanische krampen en verlamming der linker voorste extremiteit was opgetreden, had op den vijfden dag eene geelachtige infiltratie in de rechter retina. Zij was het sterkst langs het verloop der groote vaten en bedekte volkomen de papilla. De venae waren tot berstens toe gevuld, ook de arteriae iets dikker, de snelheid der circulatie echter normaal. Het ophthalmoscopisch beeld onderscheidde zich zeer van datgene, dat men na de operatie volgens Berlin waarneemt, misschien was het neurovetinitis van cerebralen oorsprong. Jammer, dat het oog verloren ging en het niet mikroskopisch onderzocht kon worden.

Ik heb in den doorgesneden n. opticus, in verscheidene oudere gevallen, vettige degeneratie der zenuwvezelen gezien, doch slechts tot 1 of 2 millimeters van de doorgesneden plaats. Bijna altijd bleek de zenuw volkomen doorgesneden te zijn.

Het is nu wel zeer waarschijnlijk, dat de zenuw-laag der retina later degenereeren zou. Zelfs bij het konijn

volgt, zooals Rosow[1]) aanvoert, de degeneratie soms zeer laat (na verscheidene maanden), en bij den kikvorsch gaat het proces nog veel langzamer. De dieren, die ik onderzocht, behoorden allen tot de species R. temporaria en werden in Junij geopereerd.

Uit het bovenstaande blijkt, dat mijne resultaten in volkomen tegenspraak zijn met de opgaven van Lehmann[2]), daar volgens hem 14 dagen na de vernietiging van den n. opticus binnen den schedel reeds de zenuw-laag verdwijnt. Het schijnt, dat hij slechts oogen onderzocht heeft, die in de Müllersche vloeistof verhard waren; fijne veranderingen zijn na deze behandeling in het kikvorsch-oog onmogelijk te herkennen..

Ik wensch nog melding te maken van een zonderling verschijnsel, dat bij deze proeven werd geconstateerd, en wel van de niet veranderde beweeglijkheid der pupil. Zooals door Berlin aangegeven wordt, contraheert zich de pupil bij zijne methode van opereeren en blijft eenige dagen gecontraheerd; daarop verwijdt zij zich en blijft verwijd. Ik moet er echter bijvoegen, dat de pupil, zelfs na verscheiden maanden, eene zekere beweeglijkheid voor licht behoudt, ofschoon zij zich dan lang zoo sterk en lang zoo snel niet meer contraheert als vroeger. Dit stemt met het feit, sedert de proeven van Brown-Sèquard bekend, dat, ook bij het geëxtirpeerde kikvorsch-oog, de iris op licht reageert, evenwel zwakker dan bij intacte dieren. Deze waarnemingen worden verder opgehelderd door mijne proeven, waarbij de zenuw doorgesneden wordt, zonder dat de voeding van het oog lijdt. Als men namelijk binnen den schedel opereert, contraheert

---

[1]) Wien. Litz. 1864. ber.

[2]) a. a o.

zich de pupil niet, en wat nog merkwaardiger is, de beweeglijkheid bij het invallen van licht is in de verste verte niet verminderd. Bij geen kikvorsch kon ik eenige verandering bespeuren; zelfs bij dieren, die 5—6 maanden geleden geopereerd waren en wier n. optici gedeeltelijk gedegenereerd waren, liet zich bij nauwkeurige en vaak herhaalde vergelijking met normale kikvorschen geen onderscheid aantoonen, noch in grootte noch in de reactie op zon-, dag- en gaslicht.

OVER DE WERKING VAN MUSCARINE OP DE ACCOMMODATIE EN DE PUPIL,

DOOR

DR. VALDEMAR KRENCHEL

uit Koppenhagen.

Op verzoek van Prof. Donders heb ik, gedeeltelijk met Dr. M. E. Mulder, eene reeks van proeven in 't werk gesteld met zoutzure muscarine, dat genoemde Hoogleeraar aan de vriendelijkheid van Prof. Schmiedeberg in Straatsburg verschuldigd was.

Schmiedeberg en Koppe 1) hadden, zooals bekend is, ontdekt, dat muscarine, behalve de reeds vroeger bekende werking op de pupil, tevens, en nog wel in hoogen graad, eenen tetaniseerenden invloed op de accommodatie had, zoowel na subcutane injectie als na indroppeling in den conjunctiva-zak.

Prof. Donders wenschte, vooral ter vergelijking met physostigmine, eene reeks van proeven te nemen, op dezelfde wijze als reeds vroeger door Hamer 2) voor laatstgenoemde zelfstandigheid was gedaan.

Het volgende is het resultaat van mijn onderzoek.

1) Das Muscarin. Leipzig. 1869.

2) Verslag van het Ned. Gasthuis v. Ooglijders. 1863.

De oplossing werd steeds ingedroppeld en dan in kort op elkaâr volgende tusschenpoozen het verste punt, het naaste punt en de middellijn der pupil bepaald.

In de uitvoerig meêgedeelde proeven beteekent de eerste kolom steeds den tijd, in minuten, van het begin van de proef afgerekend.

De tweede en derde kolom geven resp. het verste en het naaste punt aan in duimen en lijnen, met behulp van den optometer van Donders, waar zulks noodig was met een convexglas gemeten.

Wanneer er in de derde en vierde kolom getallen staan voor de grootte van de rechter en linker pupil, dan hebben deze slechts eene relatieve waarde: ze geven n. l. in centimeters den afstand van twee kaarsvlammen aan, wier reflexbeelden achter de cornea aan den binnensten en buitensten rand der pupil vallen, wanneer het middelpunt tusschen de kaarsen 50 c. m. van het oog verwijderd is en de waarnemer zich op dezelfde plaats bevindt. Naar deze methode, voorgesteld door Dr. Mulder, kan men de relatieve grootte der pupil snel en gemakkelijk meten, wanneer de iris niet te donker en de verlichting eenigermate goed is. In het overzicht van alle proeven (20) beteekenen Rm en Pm het verste en het naaste punt gedurende de sterkste werking der muscarine.

Uit de proeven blijkt ten eerste, dat de ontdekking van Schmiedeberg en Koppe zich in de hoofdzaak bevestigt.

In alle gevallen, waarin eene ontwijfelbare werking der muscarine plaats vindt, volgt een kramp der accommodatie, die zich als eene snel toenemende myopie voordoet en na 1—2½ uur volkomen weder verdwenen is.

In deze proeven verdienen vooral twee punten onze

belangstelling: 1° de verhouding tusschen de werking op de accommodatie en de werking op de pupil, en 2° de verhouding tusschen de werking op het verste punt en die op het naaste punt.

In beiderlei opzicht verschilt, namelijk, muscarine op zeer merkwaardige wijze van physostigmine, waarmeê het overigens het meest te vergelijken is.

Schmiedeberg en Koppe hebben de eerste verhouding zoo uitgedrukt, dat muscarine in zwakke oplossing den brekingstoestand van het oog tot zijn maximum verhoogt, maar eerst bij grootere doses myosis veroorzaakt.

Zoo eenvoudig is de zaak echter volgens mijne proeven niet, maar veeleer moet ik het aldus uitdrukken: Muscarine veroorzaakt na indroppeling tamelijk constant een accommodatiekramp, die in den regel na 10—15 minuten begint, tusschen 15—30 minuten zijn maximum bereikt en in 1—2½ uur weder volkomen verdwijnt. Zeer inconstant is daarentegen bij verschillende individuën de werking op de pupil: bij den eenen (proef 10, 20) volgt bij sterke accommodatie-kramp geene of slechts geringe myosis, bij den anderen is de vernauwing van de pupil bij matige accommodatie-kramp sterk. Waar ze echter voorkomt, begint ze wel is waar iets later dan de nadering van het verste punt (proef 13), maar neemt nog steeds toe, wanneer het verste punt reeds teruggaat, is nog op haar maximum, wanneer de accommodatie volkomen ontspannen is en gaat dan langzaam terug, zoodat ze eerst na 3—24 uren volkomen is verdwenen.

Deze verhouding schijnt overeen te komen met de meening van Schmiedeberg en Koppe, dat de werking op de iris en de werking op de accommodatie van elkâar onafhankelijk zijn.

Als bewijs hiervoor hebben genoemde onderzoekers nog

een geval medegedeeld, waarin, na toevallige bijmenging van een spoor atropine, de pupil zich dilateerde, niettegenstaande de kramp der accommodatie niet ontbrak.

Door mijne proeven wordt verder de verhouding tusschen atropine en muscarine meer aanschouwelijk gemaakt.

In proef 17 ging eene geringe verwijding der pupil door atropine na indroppeling van muscarine in vernauwing over, terwijl de accommodatie-kramp op de gewone wijze intrad. In proef 12 bleef eene iets sterkere dilatatie door atropine onveranderd bestaan, maar de myopie kwam als gewoonlijk te voorschijn; in proef 19 werd eene reeds afnemende parese der accommodatie, ten gevolge van atropine, door eene zeer sterke indroppeling van muscarine weinig of niet verbeterd. De bepalingen van het naaste punt gaven een zeer verschillend resultaat, maar gelijktijdig vertoonde zich toch een zeer duidelijke, ofschoon geringe, spasmus in de paretische spier, doordien het verste punt dichter bij kwam; de pupil werd relatief nauwer, ofschoon ze steeds wijder bleef dan in normalen toestand.

In proef 18 vertoont muscarine op eene nog sterkere werking van atropine volstrekt geen invloed. Hierdoor wordt dus bevestigd, dat men bij eene bepaalde dosering van atropine en muscarine eene accommodatiekramp bij verwijde pupil kan verkrijgen.

Waarom de werking van muscarine op de contractie van de pupil bij verschillende individuën zoo verschillend is, laat zich nog niet verklaren. Men behoeft zich niet voor te stellen, dat bij den een eene sterkere, bij den anderen volstrekt geen prikkeling van de oculomotoriusvezelen plaats vindt. Het zou namelijk kunnen zijn, dat in alle gevallen zoowel de sphincter als de dilatator werd geprikkeld en eerst, wanneer de eerste sterk genoeg was,

de pupil zich, in weerwil van den verhoogden weerstand van den dilatator, contraheerde.

De goede bewegelijkheid van de pupil voor licht, die ik steeds gezien heb, pleit echter tegen de hypothese van zulk een spastischen toestand der antagonisten. Uit bijna alle proeven blijkt, dat het afnemen van de accommodatiekramp ongeveer dubbel zoolang duurt als het toenemen. In de proeven van Schmiedeberg en Koppe was het omgekeerd; misschien heeft de wijze van toepassing eenigen invloed, — zij schijnen de muscarine meestal subcutaan geinjiciëerd te hebben.

Schmiedeberg en Koppe geven aan, dat zij de accommodatiebreedte door muscarine op nul gereduceerd hebben. Dit is mij niet gelukt, ofschoon ik tweemaal zeer sterke, de conjunctiva hevig prikkelende soluties heb ingedroppeld. Bij deze twee proeven was overigens de drukkende pijn, die steeds de kramp der accommodatie begeleidt, zeer onaangenaam, vooral bij het zien in de nabijheid, zoodat in proef 20 het naaste punt gedurende de sterkste werking niet kon bepaald worden.

In deze twee punten stemmen physostigmine en muscarine overeen.

Uit de proeven van Hamer blijkt, dat ook bij calabar het toenemen der werking sneller gaat dan het afnemen, en hij geeft uitdrukkelijk aan, dat hij zelfs bij de sterkste werking geen kramp kon verkrijgen, die even groot was als de natuurlijke contractie bij sterke accommodatie.

Niet bij alle individuën komt de accommodatiekramp even gemakkelijk, zelfs wanneer we proef 15 niet meêrekenen, waar we wegens de voorhandene presbyopie slechts eene zeer geringe werking konden verwachten. Steeds echter nadert het verste punt het eerst en het meest. Bij sterkere werking wordt de beperking der

accommodatie-breedte door het naderbij komen van het verste punt (1/Rm—1/R), gewoonlijk slechts voor de helft door het naderbij komen van het naaste punt (1/Pm—1/P), gecompenseerd, zooals in proef 9, 10, 13 en 14; zelden is de compensatie iets grooter (proef 5), soms echter nog kleiner (17 en 19).

Bij zwakkere werking op de accommodatie laat zich eene verplaatsing van het naaste punt volstrekt niet constateeren, d. i. er komt slechts spasmus, maar geen verhoogd contractie-vermogen van de spier.

Zoo blijkt dus, dat de werking van muscarine hoofdzakelijk in twee opzichten van de werking van physostigmine verschilt:

1°. Physostigmine werkt steeds het gemakkelijkst op de pupil en eerst bij grootere doses op de accommodatie, terwijl muscarine het gemakkelijkst en het snelst op de accommodatie werkt, maar zeer inconstant, en minder snel de pupil vernauwt, al houdt de werking daarvan dan ook langer aan.

2°. Ten opzichte van de accommodatie bewerkt physostigmine in de eerste plaats een verhoogd contractie-vermogen en eerst bij sterkere doses een werkelijke kramp van den musculus ciliaris, terwijl omgekeerd muscarine eerst spasmus en later een verhoogd contractievermogen ten gevolge heeft.

De vermelde werking van calabar bij zwakke doses, zooals die blijkt uit de proeven van Hamer, kwam mij zoo vreemd voor, dat ik de proef voor mijn eigen oog wenschte te herhalen, en het is mij dan ook gelukt (proef 16) door indroppeling van physostigmine, opgelost in water met een weinig zwavelzuur, een sterke toenadering van het naaste punt zonder een spoor van myopie te constateeren.

De nadering was aanzienlijker dan in mijne talrijke proeven met muscarine op hetzelfde oog, en de verhoogde prikkelbaarheid der accommodatie werd buitendien, evenals bij verschillende proeven met muscarine, gemakkelijk geconstateerd door de gestoorde associatie tusschen accommodatie en convergentie, alsook door de macropsie, zooals men in de in extenso meêgedeelde proef kan zien.

Ik kan dus de aangaven van Hamer bevestigen en erken daarin een zonderling verschil in de werking dezer beide alcaloiden.

Een verschijnsel vindt men nog in mijne eerste proeven, dat ik nog niet heb vermeld, namelijk de later optredende dilatatie der pupil. Ze kwam in de eerste proeven constant na 1—4 uren en duurde 12—24 uren, doch de iris reageerde steeds goed op licht en slechts in één geval scheen eene zeer geringe parese der accommodatie de mydrasis te vergezellen. In het grootste gedeelte mijner proeven komt echter volstrekt geene verwijding voor, en het ligt dus voor de hand, om bij de eerste proeven aan eene toevallige bijmenging van een weinig atropine te denken.

Evenwel heb ik alle cautelen genomen voor de zuiverheid van het praeparaat, en mij zelven schijnt het dus twijfelachtig, of deze werking niet te zoeken is in eene onbekende verandering van het vluchtige en in oplossing licht bedervend praeparaat: juist in de eerste proeven heb ik eene oplossing gebruikt, die tamelijk lang had gestaan.

Schmiedeberg en Koppe hebben geene verwijding gezien, wel echter Krombholz 1), en ik wil dus liever uit het vermelde verschijnsel nog geen besluit trekken.

Na deze experimenten hebben we voorloopig geen

1) L. c. pag. 81.

grond, om muscarine in de practische oogheelkunde aan te wenden. Wil men een verzwakt accommodatie-vermogen behandelen, dan schijnt het a priori rationeeler, om een verhoogd contractie-vermogen zonder kramp, dan een kramp zonder of met slechts zeer weinig verhoogd contractie-vermogen op te wekken, dus rationeeler, om calabar te gebruiken dan muscarine.

Zooals bekend is, ziet men echter van calabar in zulke gevallen geene duidelijke verbetering. Daarentegen kan muscarine wellicht, zooals Prof. Donders heeft voorgesteld, voor de bepaling van de kromming der lens, bij gecontraheerden toestand van den musculus ciliaris en verwijde pupil, in toepassing worden gebracht. Men moet tot dit doel de pupil door eene zwakke oplossing van atropine (0.001°/₀) verwijden en nu door herhaalde indroppeling van muscarine een zekeren spasmus der accommodatie onderhouden, totdat de ophthalmometrische bepalingen gedaan zijn.

Aanhangsel.

Het antagonisme tusschen atropine en muscarine, dat Schmiedeberg en Koppe zoo duidelijk voor de werking op het hart en de speekselsecretie hebben aangetoond, geldt, blijkens onze proeven, ook tot in zekere mate voor de werking op het oog; maar toch schijnt physostigmine nog meer een tegenovergestelde werking te hebben als atropine.

Over dit laatste, zoo dikwijls besproken antagonisme, hebben onlangs Rossbach en Fröhlich 1) een arbeid gepubliceerd, die, uitgaande van proeven op konijnen en kikvorschen, de oude leer geheel omverwerpt. Vol-

1) Verh. der phys. med. Ges. in Würzburg, V, I, 1873.

gens Rossbach en Fröhlich is de werking van atropine en physostigmine qualitatief dezelfde: slechts zijn de doses, bij welke ze hare werking uiten, verschillend.

Ik maak van deze gelegenheid gebruik om in 't kort mede te deelen, dat ik op verzoek van Prof. Donders de proeven van Rossbach en Fröhlich, waarop de nieuwe leer, voor zoover ze de pupil betreft, gegrond is, met de volgende resultaten heb herhaald.

Rossbach en Fröhlich hebben bij konijnen met zeer zwakke oplossingen van atropine vernauwing der pupil gezien.

In 4 proeven bij konijnen en 4 bij menschen heb ik sulph. atropini in oplossing van 0,0001—0,001°/₀ ingedroppeld en in de eerste 40—80 min. daarna de grootte der pupil *in vergelijking met die van het andere oog* geobserveerd en op verschillende wijze gemeten. Geen vernauwing, soms na 1—1½ uur eene geringe verwijding.

2°. Door geen groote doses physostigmine zou volgens Rossbach en Fröhlich de pupil bij konijnen zich iets kunnen verwijden. Mij is dit in twee proeven niet gelukt, ofschoon ik 10°/₀ oplossingen indroppelde, ja ten laatste 1 centigr. drooge physostigmine in den conjuctiva-zak bracht, zoodat eene sterke kerato-conjunctivitis met sereuse chemosis ontstond.

3°. Evenmin heb ik zeker kunnen constateeren, dat na zeer groote doses atropine de pupil iets nauwer wordt. In eene proef scheen de pupil 1 m. m. nauwer te worden, maar in 4 andere bleef de verwijding bestaan. Tien maal in 30 minuten werd eene 4°/₀ oplossing bij konijnen ingedroppeld.

4°. Rossbach en Frölich konden nooit door physostigmine eene vernauwing van de door atropine verwijde pupil verkrijgen. In twee proeven bij konijnen heb ik

beide oogen met 0.1°/o oplossing geatropiniseerd, daarna in het eene oog sterke oplossing van physostigmine ingedroppeld. In beide gevallen volgde op dit oog na 20 minuten eene sterke vernauwing, terwijl de mydriasis van het andere oog onveranderd bleef.

Dat calabar ook bij menschen eene door atropine verwijde pupil voor korten tijd kan vernauwen, wanneer de werking der atropine niet te sterk is, daaraan behoef ik niet meer te herinneren. Door Rossbach en Fröhlich, wordt dit feit eenvoudig ontkend.

5°. Bij kikvorschen zou atropine, in gewone doses ingedroppeld, volgens Rossbach en Fröhlich, constant de pupil vernauwen. De pupillen der kikvorschen veranderen door bekende en onbekende invloeden zoo aanzielijk in grootte, dat eene werking van atropine moeielijk te constateeren is.

Ik heb vele nauwkeurige proeven gedaan, maar ben tot de overtuiging gekomen, dat noch atropine noch physostigmine de grootte der pupil bij kikvorschen verandert. Hetzelfde heeft de Ruiter (Nederl. Lancet 1853) voor de gewone oplossing van atropine gevonden; na sterke oplosssingen zou echter volgens de Ruiter eene verwijding ontstaan.

Het is mij dus niet gelukt, de proeven van Rossbach en Fröhlich te bevestigen.

Nog moet ik ten opzichte van physostigmine opmerken, dat ik toevallig twee verschillende oplossingen had, waarvan de eene den kikvorsch door tetanus en de andere door verlamming doodde; niettegenstaande deze verschillende werking op het ruggemerg, was in de werking op de pupil geen verschil te ontdekken.

PROEF 1.

		1/P—1/R	1/Rm—1/R	1/Pm—1/P	*Gevolgen.*
1. Dr. Krenchel.	Indroppeling van 1⁰/₀ oplossing in het rechter oog, na 30 minuten herhaald.	$^1/_5$	$^1/_{13}$	?	Pupil vernauwd, daarna verwijd.
2. Dr. Krenchel.	Indroppeling van 1 ⁰/₀ oplossing in het rechter oog.	$^1/_5$	$^1/_{67}$	?	Pupil vernauwd, daarna verwijd.
3. Dr. Mulder.	Indroppeling van 1⁰/₀ oplossing in het rechter oog.	$^1/_{4\cdot5}$	?	0	Vernauwing van de pupil twijfelachtig, later verwijding.
4. Dr. Mulder.	Indroppeling van 1⁰/₀ oplossing in het rechter oog.	$^1/_{4\cdot5}$	$^1/_{140}$	0	Pupil vernauwd, later verwijd.
5. Dr. Krenchel.	Indroppeling van 3⁰/₀ oplossing in het rechter oog.	$^1/_5$	$^1/_{16}$	$^1/_{19}$	Pupil sterk vernauwd, later verwijd.
6. Dr. Mulder.	Indroppeling van 3⁰/₀ oplossing in het rechter oog.	$^1/_{4\cdot5}$	$^1/_{56}$	0	Pupil weinig vernauwd, later verwijd.
7. Dr. Krenchel.	Indroppeling van 3⁰/₀ oplossing in het rechter oog.	$^1/_5$	$^1/_{48}$	?	Pupil vernauwd, later verwijd.
8. Dr. Callan.	Indroppeling van 5⁰/₀ oplossing in het rechter oog.	$^1/_6$	$^1/_{30}$	0	Vernauwing van de pupil twijfelachtig.
9. Dr. Krenchel.	Indroppeling van 5⁰/₀ oplossing in het rechter oog.	$^1/_5$	$^1/_{18}$	$^1/_{32}$	Pupil sterk vernauwd.
10. Dr. Frank.	Indroppeling van 5⁰/₀ oplossing in het rechter oog.	$^1/_7$	$^1/_{8\cdot8}$	$^1/_{16}$	Vernauwing der pupil twijfelachtig.

		1/P—1/R	1/Rm—1/R	1/Pm—1/P	*Gevolgen.*
11. Dr. Bosman.	Indroppeling van 5°/₀ oplossing in het rechter oog.	1/5·2	1/47	?	Pupil vernauwd.
12. Dr. Krenchel.	Indroppeling van 5°/₀ oplossing in het rechter oog, na verwijding der pupil door 0,001°/₀ oplossing van atropine.	1/5	1/18	?	Pupilverwijding blijft onveranderd.
13. Dr. Krenchel.	Indroppeling van 5°/₀ oplossing in het rechter oog.	1/5	1/18	1/38	Pupil sterk vernauwd.
14. Dr. Krenchel.	Indroppeling van 5°/₀ oplossing in het rechter oog.	1/5	1/24	1/68	Pupil vernauwd.
15. Prof Donders.	Indroppeling van 5°/₀ oplossing in het rechter oog.	1/50	1/300	0	Pupil vernauwd.
16. Dr. Krenchel.	Indroppeling van een sterke oplossing van zwavelzure physostigmine in het rechter oog.	1/5	0	1/16	Pupil vernauwd.
17. Dr. Krenchel.	Indroppeling van eene 5°/₀ opl. in het rechter oog, na eene geringe verwijding der pupil, door eene 0.001 °/₀ opl. van sulph. atrop.	1/5	1/16	1/68	Pupil vernauwd.
18. Dr. Krenchel.	Indroppeling van een 5°/₀ oplossing in het rechter oog na verlamming van pupil en ac-	1/5	0	0	Dilatatie der pupil onveranderd.

		1/P—1/R	1/Rm—1/R	1/Pm—1/P	*Gevolgen.*
	commodatie door atropine.				
19. Dr. Krenchel.	Herhaalde indroppeling van zeer sterke (c. 30%) oplossing in beide oogen. Het rechter oog had nog accommodatieparese en mydriasis, na proef 18 overgebleven.	1/5	O.D. 1/75 O.S. 1/9.4	O.D. 1/50? O.S. 1/38	O. D. pupil relatief vernauwd, O. S. pupil sterk vernauwd.
20. Dr. Callan.	Indroppeling van zeer sterke (c. 30%) oplossing in het linker oog.	1/6	1/11	?	Geringe vernauwing der pupil.

PROEF 5.

Dr. Krenchel. *Accommodatie-breedte* 1/5.

Indroppeling van 3% oplossing in 't rechter oog.

Tijd.	R	P	rechter pupil.	linker pupil.	*Gevolgen.*
Min. 0	21″	4″ 2‴			Indroppeling.
„ 5	18″ 6‴	3″ 11‴	90	90	
„ 10	14″	4″	80	90	
„ 15	10″	3″ 11‴	61	87	
„ 20	9″	3″ 9‴	54	95	De sterk verwijde pu-
„ 25	9″ 3‴	3″ 11‴	47	86	pil reageerde op licht
„ 30	11″	3″ 10‴	42	72	en op accommodatie.
„ 35	11″ 2‴	3″ 9‴	40	88	
„ 40	11″ 10‴	3″ 10‴	40	95	
„ 45	12″	3″ 6‴	40	93	
„ 50	15″	3″ 6‴	41	85	

Tijd.	R		P		rechter pupil.	linker pupil.	Gevolgen.
„ 55	15″		3″	5‴	39	96	
„ 60	16″	1‴	3″	6‴	42	100	
„ 85	19″		3″	6‴	45	95	
„ 105	20″		3″	10‴	48	94	
„ 110	20″	6‴	3″	10‴			
„ 160							Beide pup. even groot.
„ 220							Rechter pupil verwijd.

De rechter pupil bleef des avonds eenigszins verwijd.

PROEF 6.

Dr. Mulder. *Accommodatie-breedte* 1/4.5

Indroppeling van 3 % oplossing in het rechter oog.

Tijd.	R		P		rechter pupil.	linker pupil.	Gevolgen.
Min. 0	20″	6‴	3″	8‴			Ingedroppeld.
„ 5	21″		3″	7‴	72	70	
„ 10	21″	8‴	3″	8‴	75	75	
„ 15	21″		3″	8‴	70	70	
„ 20	20″		3″	8‴	70	72	
„ 25	16″		3″	8‴	64	66	
„ 30	15″		3″	8‴	67	74	Rechter pupil een wei-
„ 35	15″	2‴	3″	9‴	68	71	nig vernauwd.
„ 40	15″	8‴	3″	8‴	77	77	
„ 45	16″		3″	8‴	85	74	
„ 50	17″		3″	8‴	85	74	Rechter pupil verwijd.
„ 95	18″						
„ 115			4″				

Rechter pupil blijft ’s avonds verwijd.

PROEF 10.

Dr. Frank. *Accommodatie-breedte* 1/7.

Indroppeling van 5 % oplossing in het rechter oog.

Tijd.	R	P	rechter pupil.	linker pupil.	*Aanmerkingen.*
Min. 0	9″	4″ 1‴	40	45	Ingedroppeld.
„ 5	8″	4″ 1‴	43	50	
„ 10	5″ 6‴	3″ 10‴	43	50	
„ 18	4″ 6‴	3″ 5‴			
„ 25	4″ 6‴	3″ 5‴	40	48	
„ 30	4″ 6‴	3″ 5‴	40	50	
„ 50	5″ 1‴	3″ 3‴	52	53	Vernauwing der pupil
„ 65	6″	3″ 4‴	40	45	twijfelachtig.
„ 75	7″	3″ 7‴	40	50	
„ 85	7″ 10‴	3″ 7‴			

PROEF 13.

Dr. Krenchel. *Accommodatie-breedte* 1/5.

Indroppeling van 5 % oplossing in het rechter oog.

Tijd.	R	P	rechter pupil.	Gezichts-scherpte zonder correctie.	*Aanmerkingen.*
Min. 0	21″	4″ 2‴	normaal.	20/30	Ingedrop-
„ 5	20″ 6‴		—	—	peld.
„ 10	15″	4″ 2‴	—	20/50	
„ 15	10″	3″ 11‴	vernauwd.	20/100	
„ 20	9″ 6‴	3″ 9‴	vernauwd.	—	
„ 25	9″ 6‴	3″ 9‴	—	—	
„ 30	12″	3″ 9‴	—	20/70	
„ 35	13″	3″ 11‴	sterk ver-	—	
„ 40	14″	3″ 11‴	nauwd.	20/50	
„ 45	15″ 6‴	3″ 11‴	—	20/40	
„ 50	17″	3″ 11‴	—	—	
„ 55	19″	3″ 11‴	—	20/30	
„ 60	21″	4″	—	—	

De pupil had na 6 uren wederom de normale grootte.

PROEF 16.

Dr. Krenchel. *Accommodatie-breedte* 1/5.

Indroppeling van eene sterke oplossing van zwavelzure physostigmine in het rechter oog, 3 malen herhaald.

Tijd.	R	P	rechter pupil.	*Aanmerkingen.*
Min. 0	21″	4″ 1‴	normaal.	Ingedroppeld.
„ 12	21″	4″ 2‴	—	
„ 15				Wederom ingedroppeld.
„ 20	21″	4″ 1‴	—	
„ 27	21″	4″ 1‴	—	
„ 35	21″	3″ 11‴	—	
„ 40				Wederom ingedroppeld.
„ 47	21″	3″ 9‴	vernauwd.	
„ 52	21″	3″ 9‴	—	Wordt een punt door
„ 65	21″	3″ 6‴	—	een prisma met den
„ 67	21″	3″ 6‴	—	hoek naar boven dubbel
„ 75	21″	3″ 6‴	sterk vernauwd.	gezien, dan vertoont zich zeer duidelijk:
„ 85	21″	3″ 3‴	—	1°. Ongelijke accommodatie.
„ 90	21″	3″ 3‴	—	2°. Driemaal zoo groote zijdelingsche afstand
„ 175	21″	3″ 10‴	weinig vernauwd.	der dubbelbeelden, wanneer het rechter oog dan wanneer het linker oog fixeert. 3°. Macropsie voor het rechter oog.
„ 180				Verschijnselen nagenoeg geweken.

PROEF 19.

Dr. Krenchel. *Accommodatie-breedte* 1/3.

Herhaalde indroppeling van zeer sterke (c. 30 %) oplossing in beide oogen. Het rechter oog had nog accommodatie-parese en mydriasis, ten gevolge van atropine-indroppelling 2 dagen te voren (proef 18.).

Tijd.	R	P	Pupil.	R	P	Pupil.	*Aanmerkingen*
Min. 0	21″	6″ 9‴	105	21″	4″ 2‴	50	Ingedroppeld.
„ 6							Ingedroppeld. Sterke irritatie der conjunctiva.
„ 11				13″	4″ 2‴		
„ 16	19″	5″ 6‴	90			45	
„ 19				7″	3″ 11‴		
„ 21	17″	5″ 8‴	100	7″	3″ 9‴	45	
„ 28	16″ 6‴	6″	90	6″ 6‴	3″ 9‴	48	
„ 34	19″	5″ 8‴	95	8″	3″ 10‴	43	
„ 39	19″	5″ 4‴	80	10″	3″ 10‴	32	
„ 44	20″	5″ 6‴	66	12″	3″ 10‴	31	
„ 49	21″	5″ 6‴	75	13″ 6‴	3″ 11‴	33	
„ 112	21″	5″ 2‴	60	19″	4″	30	
„ 161	21″	5″ 4‴		21″	4″		
	rechter oog.			linker oog.			

Na 12 uren is de linker pupil nog bijna even sterk vernauwd, de rechter iets wijder dan aan 't einde der proef.

OVER DE NORMALE INCONGRUENTIE DER NETVLIEZEN.

DOOR

F. D. A. C. VAN MOLL.

I. GESCHIEDENIS.

Een woord vooraf, om het begrip der incongruentie vast te stellen.

Bij de beschouwing der oogbewegingen gaat men uit van een primairen stand, den stand, namelijk, waarbij de bliklijnen, zonder bijkomende raddraaiing, in verticale en in horizontale richting kunnen bewogen worden. Hij wordt gevonden door middel van nabeelden. Het hoofd heeft daarbij de gewone opgerichte houding en de bliklijnen zijn evenwijdig horizontaal gericht, loodrecht op de grondlijnen.

Van dezen stand gaan wij ook uit bij de beschouwing der incongruentie.

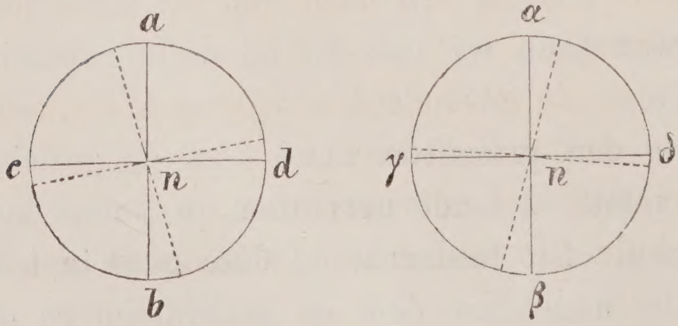
Een vlak, in den primairen stand door de gezichtslijnen gelegd, snijdt de beide netvliezen in hunne horizontale meridianen. En loodrecht op deze gaat in ieder oog de verticale meridiaan door de gezichtslijn en dus door de gele vlek. Hiermede zijn deze meridianen geometrisch bepaald.

Van deze werkelijke meridianen nu zijn de schijnbare onderscheiden. Een verticale lijn, in den primairen stand binoculair gezien, mag, afgezien van onregelmatigheden der lichtbrekende middenstoffen, worden ondersteld, haar beeld te vormen in den verticalen meridiaan der beide netvliezen, en de waarneming leert, dat die lijn voor ieder oog afzonderlijk overhellende wordt gezien naar de mediane zijde: om voor één oog verticaal te schijnen, moet ze onder een zekeren hoek werkelijk naar de temporaalzijde geneigd zijn, en de meridiaan, waarin haar beeld dan valt (de meridiaan, die mag worden ondersteld, een gelijke richting te hebben als de lijn en ons die lijn als verticaal doet zien) is de *schijnbaar verticale meridiaan*, of verticale scheidingslijn (Trennungslinie). De schijnbare overhellingen eener verticale lijn zijn in den regel symmetrisch, voor het rechter oog links, voor het linker rechts, en daarom kan de lijn, binoculair gezien, zich verticaal vertoonen.

In denzelfden primairen stand wijken ook de *schijnbaar horizontale meridianen* doorgaans meer of minder van de werkelijke af, naar het schijnt, meestal in gelijken zin als de verticale, maar in geringere mate.

Legt men nu twee netvliezen op elkander, zoodat de verticale meridianen a b en α β en de horizontale c d en γ δ elkander dekken (fig. 1), dan vormen de *schijnbare*, op de figuur als gestippelde lijnen voorgesteld, daarmede zekere hoeken, en wel op ieder oog naar tegengestelde zijden. De punten der schijnbare moeten intusschen

Fig 1.



als correspondeerende worden beschouwd, en er bestaat dus eene incongruentie tusschen die punten. — Denkt men zich de netvliezen zoodanig gedraaid om het punt *n*, dat de schijnbaar horizontale (gestippelde) met de werkelijke samenvallen, dan blijven de schijnbaar verticale (gestippelde) nog een hoek vormen met de werkelijke. Dit is de eigenlijke incongruentie, die zich door geene rolbeweging laat opheffen.

De eerste, die op het bestaan van de incongruentie der netvliezen opmerkzaam maakte, was von Recklinghausen 1).

Hij wees er op (in 't jaar 1859), dat, als men een volkomen rechthoekig kruis beschouwt, welks verticale in het mediaanvlak gelegen is, terwijl de mediaanlijn loodrecht op het kruisvlak staat, de hoeken voor ieder oog afzonderlijk niet even groot schijnen, dat, namelijk, de rechter bovenhoek door het rechter oog, de linker bovenhoek door het linker grooter dan een rechte gezien wordt, — en omgekeerd voor de onderhoeken.

Voor het bepalen der afwijking van het kruis maakte von Recklinghausen gebruik van twee cylinders van 100 mm. diameter, die over elkander konden heenschuiven en aan hunne einden in de middellijn ieder een draad gespannen hadden. Deze draaiden alzoo om hetzelfde middenpunt. Hierdoor kon hij den hoek van het kruis naar verkiezing veranderen.

Hij meende, dat de gevondene afwijking afhankelijk kon zijn van drie omstandigheden:

a. van de ordening der netvliespunten.

b. van verschuivende momenten, afhankelijk van de brekende media.

---

1) Arch. f. Ophth. B. V. 2 Abth.

c. van beide omstandigheden, te gelijk.

Wij weten, dat de gezichtslijn niet loodrecht staat op het tangentiaal vlak van het midden der cornea, dat het krommingsmiddenpunt van het middelste gedeelte der cornea niet alleen binnenwaarts van de gezichtslijn, maar ook buiten het viseervlak ligt. Dientengevolge meent von Recklinghausen: „muss sich ein ähnlicher Effect geltend machen, wie man ihn durch ein Prisma oder eine Linse hervorrufen kann, welche zur Ebene des Kreuzes schief geneigt sind."

Von Recklinghausen berekende de grootte van den hoek, dien het tangentiaalvlak en het vlak loodrecht op de gezichtslijn (of de verticalen op die vlakken) vormen, uit de verandering van het kruis bij verschillende richtingen, vond deze vrij constant en vrij wel overeenkomende met de berekening van Helmholtz 1), en meende hierin nu de oorzaak der incongruentie gevonden te hebben.

Ik wensch niet in eenige kritiek te treden omtrent deze beschouwing; ik bepaal mij alleen tot deze opmerking: stellen we ons voor eene verticale lijn, die na door een stelsel van lensen gegaan te zijn, op een scherm haar beeld werpt, dan zal, als dat stelsel onveranderd blijft, altijd elke lijn, die den stand der eerste inneemt, zich op dezelfde plaats van het scherm afbeelden; uit den stand van het beeld kan omgekeerd tot den stand van het voorwerp besloten worden. Denken we ons, in plaats van het scherm, het netvlies, waarop het beeld eener *verticale* lijn valt, dan doet het er niets toe, welk een schuinen stand dat beeld inneemt, daarvan is het oog zich niet bewust (evenmin als van het omgekeerde beeld

1) Arch. f. Ophth. B. I. Abth. 2.

der omgevende voorwerpen): alleen zal het oog, zoo vaak op dezelfde plaats dat beeld ontstaat, de voorstelling wekken dat eene *verticale lijn* gezien wordt; want volgens de empiristische theorie heeft het oog zelf, volgens de nativistische hebben onze voorouders geleerd, aan dat beeld het begrip eener in de ruimte gelegen verticale lijn te hechten.

Eene afwijking der verticale scheidingslijnen had eigenlijk Meissner reeds in 1851 waargenomen. Hij vestigt er de aandacht op, dat, als men een draad, die parallel met de grondlijn en loodrecht op het viseervlak staat, indirect beoordeelt, door met beide oogen er voor of er achter te convergeeren, deze zich gewoonlijk niet in parallelle dubbelbeelden vertoont, maar in zoodanige, die een neiging hebben in betrekking tot elkander. In de onderstelling verkeerende, dat bij parallelle gezichtslijnen alle punten van oneindig verwijderde voorwerpen op correspondeerende netvliespunten vallen, bracht hij de bedoelde neiging geheel op rekening van draaiing van het oog, in verband met de convergentie. Had hij zijne proeven met parallelle gezichtslijnen gedaan, dan zou hij gevonden hebben, dat ook dan de neiging niet ontbreekt.

Het was Helmholtz, die den 8 Mei 1863 in het Medic. naturhist. Verein te Heidelberg de mededeeling deed, dat ook de dubbelbeelden van verwijderde verticale lijnen divergeeren. Bracht hij daarentegen half beelden bij elkander van twee lijnen, die naar boven divergeeren, dan zag hij ze parallel. Hieruit volgt, zegt hij, dat de verticale scheidingslijnen van identische punten niet verticaal en niet parallel staan, en alles op assymetrie in de ordening der correspondeerende punten berust.

Ruim drie maanden later, den 13 Aug. 1863, deelde Volkmann aan de Academie der Wissenschaften te Berlijn, zijne onderzoekingen mede over de incongruentie

der netvliezen, die hij zelfstandig schijnt ontdekt te hebben.

Zijne methode van onderzoek kwam op het volgende neder:

Tegen een verticalen wand worden twee draaischijven aangebracht, wier middelpunten samenvallen met de parallel gerichte gezichtslijnen. Op elke schijf is door het centrum eene fijne lijn getrokken, die alzoo mededraait, en welker stand door middel van een graadboog afgelezen kan worden. Convergeert men nu een weinig, dan ziet men de lijnen in dubbelbeelden en kan deze parallel stellen, waarbij dan blijkt, dat de diameters steeds naar boven divergeeren, zoodat de schijnbare en werkelijke verticale meridianen niet samenvallen. Ook de andere meridianen doen zulks niet, en Volkmann merkte op, dat de hoek naar de horizontale meridianen (Netzhauthorizonte) gestadig afneemt, zoodat deze hier het kleinste is.

Als een gevolg hiervan onderstelde hij, dat eene horizontale lijn voor het eene en eene verticale voor het andere oog, door deze op oneindigen afstand geprojiciëerd, geen kruis zouden vormen en vond werkelijk een graad van afwijking, overeenkomende met de gemiddelde van de som der afwijkingen, aan elken meridiaan voor dien stand eigen.

Om den twijfel, of de richting van dubbelbeelden tot besluit omtrent de richting der schijnbare meridianen rechtvaardigt, te weerleggen, volgde hij een methode, die noch tot dubbelbeelden, noch tot stereoscopische versmelting aanleiding gaf.

Voor een wit verticaal vlak wordt een zwarte draad verticaal opgehangen. Men fixeert hem in horizontaal blikvlak, en maakt voor het eene oog het bovenste, voor het andere het onderste gedeelte onzichtbaar: het gevolg

is, dat de draad gebroken schijnt en een hoek vormt, in denzelfden zin als in de andere proeven.

In dit geval was het onderzoek bij convergentie gedaan. Om het met parallelle gezichtslijnen te doen, nam hij weder twee schijven, doch plaatste er, in plaats van geheele diameters, alleen stralen op.

Zijne resultaten stemden met de vorige.

Eindelijk beproefde hij met elk oog afzonderlijk een diameter verticaal en horizontaal te stellen, en verkreeg daarbij overeenkomstige afwijkingen.

Door deze proeven is de incongruentie wel voldoende bewezen.

Hering kende omstreeks dezen tijd de incongruentie als zoodanig niet; want, om de horizontale scheidingslijnen met het blikvlak te laten samenvallen, behoefden, naar hij meende, de verticale dubbelbeelden slechts parallel te zijn, hetgeen het geval zou wezen, indien de verticale loodrecht op de horizontale scheidingslijnen staan, en deze met de horizontale meridianen samenvielen. Eerst in 1864 1) vond hij bij parallelle horizontale blikrichting, dat de schijnbaar verticale en horizontale meridianen geene rechte hoeken vormen.

Het kan niet anders, of de leer van den horopter, gebaseerd op de ligging der correspondeerende punten, moest door de ontdekking der incongruentie zekere wijzigingen ondergaan. De onderstelling, dat identische punten onder gelijke hoeken van de macula lutea gelegen waren, terwijl de beenen dezer hoeken onderling parallel waren (bij parallelle gezichtslijnen) bleek Helmholtz onjuist te zijn. Als correspondeerend konden worden aangenomen de schijnbaar horizontale en verticale meridi-

1) Hering, Beitr. zur Physiol. 4 Heft. pag. 255 en 263.

anen, en met behulp eener bepaalde figuur 1) overtuigde hij zich, dat voorts de punten, die even ver en naar dezelfde zijde van de schijnbare meridianen afstaan, correspondeeren. Dit voerde hem tot de volgende stelling: *Correspondeerende (identische) punten zijn dezulke, die gelijke hoogte- en gelijke breedte-hoeken hebben*, in betrekking tot de schijnbare meridianen.

Legt men nu door alle punten die denzelfden hoogte-hoek hebben (hun afstand van de schijnbaar horizontale meridianen) een vlak in beide oogen en zoekt men de lijnen van doorsnede dezer vlakken, zoo vormen die lijnen gesamenlijk den *horizontalen horopter*. Handelt men evenzoo met de punten die denzelfden breedte-hoek hebben (hun afstand van de schijnbaar verticale meridianen), dan vindt men den *verticalen horopter*.

De doorsnede nu van *horizontalen* en *verticalen horopter* is de *punt-horopter* of *totaalhoropter*.

Helmholtz ging bij zijne constructie van de onderstelling uit, dat bij parallelle, naar den horizon gerichte gezichtslijnen (primaire stand) de schijnbaar horizontale meridianen met de werkelijke samenvallen (wat nagenoeg het geval is) en voor den hoek V der schijnbaar verticale meridianen vond hij bij zich zelven ruim 2 graden. Hieruit leidde hij af, dat in den primairen stand en in de secundaire standen met evenwijdige gezichtslijnen, loodrecht op de grondlijn, de *horizontale horopter* de *oneindige ruimte* is (want elk door de kruispunten der viseerlijnen gelegd vlak is horizontale horopter); dat de *verticale horopter* uit *twee vlakken* bestaat: het eerste loodrecht op het viseervlak door de genoemde centra gelegd, voor het zien van geen beteekenis, het

1) Arch. f. Ophth. Bd. X. 1 Abth. pag. 4.

tweede, gaande, parallel aan het viseervlak, door het snijpunt der schijnbare verticale meridianen.

Daar nu elk punt in de ruimte tot den *horizontalen horopter* behoort, zoo is dit laatstgenoemde vlak, de *verticale horopter*, tevens *totaal-horopter* 1).

Het snijpunt nu der schijnbaar verticale meridianen, wanneer ze een hoek van 2° met elkander vormen, ligt bij horizontaal blikvlak nagenoeg 5 voet onder het blikvlak, aan de voeten van den waarnemer, waaruit dan volgen zou: „dass die horizontale Bodenfläche, auf der „der Beobachter steht, Horopterfläche ist, wenn dieser „in horizontaler Richtung und parallel met der Mediane- „bene seines Kopfes in unendlicher Ferne hinausschaut 2)."

Hering 3) heeft zich tegen deze uitspraken verklaard. Hij beschouwt de constructie van den horopter volgens Helmholtz, gegrond op het feit, dat de schijnbare en werkelijke horizontale meridianen samenvallen en de hoek der verticale ruim 2° bedraagt, als louter individueel: in de drie door Volkmann aangegeven gevallen, had zich dit alvast niet bevestigd.

Wij zullen later zien, welk licht onze onderzoekingen hieromtrent verspreiden.

---

1) Het is voor ons doel overbodig, over den horopter bij andere standen van het oog te handelen.

2) Arch. f. Ophth. Bd. X Abth. 1 s. 21.

3) Hering, E. Beitr. zur Physiol. 5 Heft.

EIGEN ONDERZOEK.

BESCHRIJVING DER METHODE MET HET RAAM.

De hoofdhouder, waarin de onderzoeker plaats neemt, is op de volgende wijze ingericht:

Aan de eene zijde eener vierkante tafel (fig. 1) Pl. I zijn twee stijlen A en B, lang 75 ctm., aangebracht, en door een dwarsbalk C, lang 50 ctm., vereenigd. Zij zijn onbeweeglijk vast aan de tafel verbonden. Tusschen deze stijlen bevindt zich een houten beugel D, die om de horizontale as *p q* draait en op de volgende wijze is samengesteld: *M* en *N* (fig. 2 Pl. I) zijn twee vierkante stijlen van 18 ctm. lengte, die in *p'* en *q'* door middel van schroeven, welke tegelijkertijd de twee hoofdstijlen in *p* en *q* (fig. 1) doorboren, met deze verbonden zijn; aan hun onderste einde hebben ze eene spleet *x*, waardoor het mogelijk is *VW* naar boven en beneden te verplaatsen en in dien stand door schroeven te fixeeren. *VW* (fig. 3. Pl. 1.) is een dwarsbalk met eene bocht naar voren, in het midden eene verticale opening *r* hebbende, waarin eene schroef, die het draaien van den mondhouder *u* (fig. 3) in een bepaald vlak mogelijk maakt; aan het einde van *VW* zijn ook spleten *y* aangebracht, waardoor de balk, en dus de mondhouder, naar rechts en links verplaatst kan worden.

De mondhouder (gewijzigd naar dien van Hering) kon nu de volgende bewegingen maken:

a. eene cirkelbeweging om zijne verticale as *r s*, liggende in 't midden van het instrument;

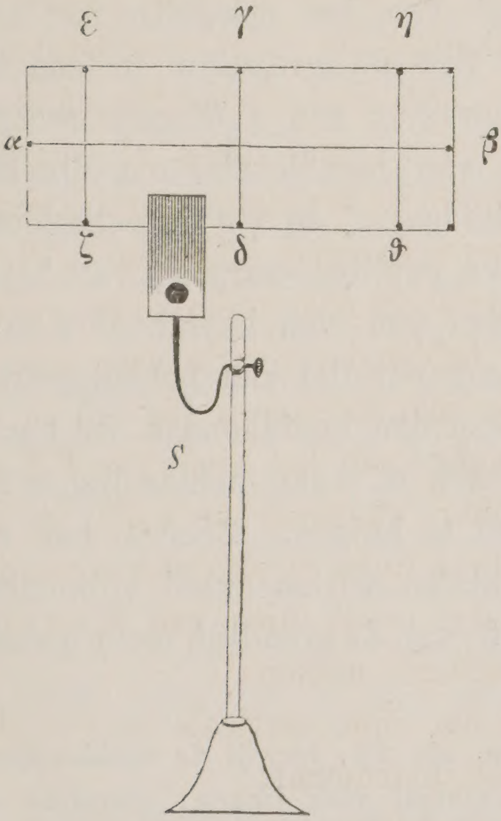
b. naar rechts en links in horizontale richting;

c. naar boven en beneden, om eene horizontale as, loodrecht op de vorige;

d. en eindelijk eene cirkelbeweging om de horizontale as *p q*, waarom de geheele beugel draait.

Het doel van het werktuig en der instelling is, de grondlijn der oogen met de horizontale as *p q* te doen samenvallen. Ik begin met het instrument zóó te stellen, dat *p q* volkomen horizontaal ligt. Vervolgens neem ik een klein vierkant spiegeltje, aan een statief S fig. 2 bevestigd en span daarop een horizontalen witten draad, rechthoekig hierop twee verticale witte draden, die een afstand van elkander gelijk aan den afstand mijner gezichtsassen hebben, en in 't midden tusschen deze nog een verticale. Dit spiegeltje nu wordt zoo voor den hoofdhouder geplaatst, dat de horizontale $\alpha\beta$ (fig. 2) met *p q* in één vlak ligt, terwijl de middelste verticale $\gamma\delta$ met het midden van den hoofdhouder samenvalt.

Fig. 2.



Zijn *p q* door een draad vereenigd en is uit het midden van den hoofdhouder eene verticale *r s* neergelaten, dan hebben we een kruis, waarmede dat van het spiegeltje moet samenvallen.

Afwijking door draaiing om de *verticale as* is uitgesloten, als de beelden van twee punten van den hoofdhouder, die op gelijken afstand van het midden

zijn, in $\gamma\ \delta$ van het spiegeltje op elkander vallen, en het oog dus uit het eene punt het andere ziet; draaiing om de *horizontale as*, als twee punten, die in een verticaal vlak op gelijken afstand van het midden zijn, hun beeld in $\alpha\ \beta$ op elkander werpen. Dit alles op deze wijze gesteld en gecontroleerd zijnde, staat het spiegeltje in een vlak volkomen parallel den hoofdhouder, terwijl horizontale en verticale draden $\alpha\,\beta$ en $\gamma\,\delta$ in de vlakken liggen, die door de draaiingsas $p\ q$ en de verticale uit het midden van den hoofdhouder $r\ s$ gaan.

De mondhouder, die een U-vorm heeft, is van metaal en wordt door lak omgeven. Na verwarming van het lak bijt men daarin den indruk zijner tanden en neemt dan, na bekoeling, door de tanden in die groeven te plaatsen, steeds denzelfden stand in.

Ik bijt nu in en beweeg VW naar boven of beneden, tot de horizontale draad van het spiegeltje met mijne pupillen samenvalt: nu ligt de grondlijn in een horizontaal vlak 1). Door beweging van $V\ W$ naar rechts en links en draaibeweging van mondhouder om zijn eigen as, totdat de verticale draden $\varepsilon\,\zeta$ en $\eta\,\vartheta$ hun beelden in het midden der respectieve pupillen werpen, valt het mediaanvlak met het midden van den hoofdhouder samen en ligt de grondlijn nu ook parallel met het spiegeltje en dus met de horizontale van den hoofdhouder. Zij kan nu alleen nog iets naar voren of naar achter liggen: dit vindt men door het hoofd te buigen. Zoodra het spiegelbeeld van den horizontalen witten draad volkomen in het midden der pupil blijft, valt de grondlijn met $p\ q$ samen.

---

1) De fout, die wij maken, als wij, terwijl de middenpunten der viseerlijnen in een horizontaal vlak liggen, ditzelfde voor de draaipunten der oogen aannemen, is gering.

Ten einde bij deze proeven steeds met paralelle gezichtslijnen te experimenteeren, is tegen een witten wand, van een op circa 100 meters verwijderd huis, eene zwarte plaat aangebracht, die in het punt geplaatst is, waar mediaan en horizontaal blikvlak dien muur snijden, en die men bij de proeven binoculair te fixeeren heeft.

Om den primairen stand in te nemen, d. i., om de neiging van het hoofd te kennen, waarbij het nabeeld eener verticale bij beweging in horizontale en verticale richting verticaal blijft, en om voorts de hoeveelheid van beweging van het blikvlak boven en onder dien primairen stand te kennen, is aan den beugel een horizontale wijzer aangebracht, wiens nulpunt in het horizontale vlak ligt.

Om dien stand nu in te nemen, is op ruim 1 meter afstand van de as *p q* een groot verticaal scherm geplaatst.

Evenwijdig aan den hoofdhouder, is hierop een zwarte draad uitgespannen, liggende in het horizontale vlak, dat door *p q* gaat, terwijl in het midden een verticale draad is getrokken, in het vlak liggende, dat door het midden van den hoofdhouder gaat (en met het mediaanvlak samenvalt). Op dezen verticalen draad is een gekleurde strook bevestigd, waarvan ik een nabeeld vorm, om het te doen samenvallen onder meerdere of mindere hoofdneiging met verticale draden, die onmiddellijk voor het scherm aan het einde zijn opgehangen.

Mijn primaire stand ligt 15° beneden het nulpunt van het instrument; neemt men als normaal stand van het hoofd dien, waarbij glabella en rima labii superioris in eene verticale lijn liggen, dan is in mijn primairen stand het hoofd omstreeks 6° naar voren gebogen 1).

---

1) Hiermede staat wel in verband, dat ik steeds mijn hoofd kennelijk voorovergebogen draag.

Ik ga thans over tot de beschrijving van het eigenlijk instrument, waarmede ik duidelijkheidshalve die der methode van onderzoek meen te moeten verbinden.

Als onze oogen met paralelle gezichtslijnen twee verticale draden, die een afstand van elkander hebben, iets grooter dan die der gezichtslijnen, beschouwen, dan liggen hunne halfbeelden dicht bij elkander en schijnen daarbij naar boven te convergeeren, een bewijs, dat die beelden niet op de respectieve verticale scheidingslijnen vallen. Hoewel parallel in werkelijkheid, zijn de lijnen convergent ten opzichte onzer scheidingslijnen, en schijnen zij ons eerst dan parallel toe, zoodra zij eenigzins divergent gericht zijn.

Het oog noemt eene lijn eerst verticaal, wanneer zij zich op de scheidingslijn afbeeldt 1). Brengt men het oog daarom in een bepaalden stand en laat het eene lijn verticaal stellen, dan kan men uit de richting van deze tot die der scheidingslijn besluiten.

Ik laat nu de oogen, in een bepaalden stand gebracht, elk afzonderlijk een koord verticaal en horizontaal instellen en ken daardoor ongeveer de ligging der schijnbaar verticale en horizontale meridianen. Om met beide oogen te gelijkertijd den hoek, dien de schijnbaar verticale meridianen samen maken, we noemen hem voortaan hoek V, te bepalen, stel ik mijne gezichtsassen parallel en breng op eenigen afstand twee verticale koorden, die iets verder

1) Wanneer het beeld niet door de scheidingslijn gaat, maar, zooals bij onze proeven, aan den mediaankant valt, dan maken we eene zeer geringe fout, die des te kleiner is, hoe nader bij de scheidingslijn. Zij is te klein, om in rekening gebracht te worden, zooals ons juist beoordeelen van het parallellisme van twee lijnen met één oog bewijst

van elkander afstaan dan mijne oogen. Van deze koorden projiciëer ik de dubbelbeelden op een verwijderd vlak. Zoodra de stand dezer twee koorden van dien aard is, dat hunne beelden met de scheidingslijnen samen vallen of daaraan evenwijdig zijn, dan zullen de oogen deze koorden verticaal en dus parallel noemen. De hoek, dien ze nu in de werkelijkheid maken, is hoek V.

Het instrument is op de volgende wijze samengesteld:

Aan een vierkant kistje (Pl. II fig. 1 en 2), rustende op twee dwars-houten, waardoor stelschroeven *x ij* gaan, zit een vierkant houten raam *a b c d* bevestigd. Twee andere vierkante ramen *m n o p* fig. 1 en *q r s t* fig. 2, die aan hunne einden met losse schroeven voorzien zijn, zoodat de beenen (van het raam) ten opzichte van elkander van stand kunnen veranderen, doch twee aan twee parallel blijven, worden het eene vóór, het ander achter het middelraam geplaatst. Bij het voorste raam zijn de verticale stijlen in hun midden aan het vaste raam geschroefd, waardoor het draaipunt van *elk* verticaal koord, dat op dat raam is uitgespannen in de verbindingsas p^2 q^2 (horizontaal) dezer twee draaipunten valt.

Aan het rechter uiteinde is een wijzer *z* aangebracht, die, met nonius voorzien, de tienden van graden correct en de honderdsten naar schatting laat aflezen, die het verticaal koord van stand veranderd is.

Bij het achterste raam fig. 2 is de zaak volkomen dezelfde; alleen zijn hier de horizontale stijlen aan het vaste raam bevestigd, waardoor de *draaiingsas* r^2 s^2 verticaal loopt; ook hier laat een wijzer *w* met nonius de afwijking aflezen.

Een ieder zal inzien, hoe juist en correct deze wijze is, wijl daardoor koorden om een middelpunt draaien, dat werkelijk mathematisch mag heeten.

Op eenigen afstand (60 ctm.) van de as *p q* (van den hoofdhouder) is het raam opgesteld.

Het vlak, waarin de nog nader te bepalen koorden zich bewegen, is parallel aan den hoofdhouder verticaal gesteld. De horizontale draaiingsas van het voorste raam ligt in een en hetzelfde horizontale vlak, waarin *p q* ligt, terwijl de verticale draaiingsas van het achterste in het mediaanvlak valt. In het midden van het eerste raam, (dus in 't mediaanvlak, waarin het midden van hoofdhouder en fixeerpunt liggen) is een verticaal koord α β fig. 1 en 2, en op het achterste raam een horizontaal koord γ δ fig. 2. gespannen, liggende in het blikvlak.

Zoo zijn er twee koorden, die een kruis vormen: het eene α β ligt verticaal in het mediaanvlak, het andere γ δ ligt in 't horizontale blikvlak, parallel aan de grondlijn.

Ten einde het instrument tevens voor het bepalen van hoek V te kunnen bezigen, moesten de koorden uit en in het instrument genomen kunnen worden. Daarom waren ze aan haakjes (h) bevestigd, die door eene verschillende lengte nog het voordeel aanboden, dat het horizontale koord van het achterste raam in hetzelfde vlak als het andere komt te liggen. Op 33 mm. afstand van het verticale koord is, op dezelfde wijze als boven, links een ander verticaal α'' β'' gespannen, terwijl rechts ook op 33 mm. afstand een verticaal gespannen is α' β', dat echter aan het middelraam bevestigd zit en slechts eene lineaire verschuiving naar links en rechts veroorlooft.

De afstand 66 mm. is gekozen, omdat mijne oogen 63 mm. van elkander staan en deze koorden alzoo, wanneer ik in de verte zie, 1½ mm. zijdelings van mijne gezichtslijnen liggen.

Het rechter veroorlooft dezen afstand naar behoefte te veranderen.

Ik moet hier nog bijvoegen, dat men door middel van draden, die over katrollen *v* loopen, aan de ramen alle mogelijke standen kan geven, terwijl men zelf in den hoofdhouder zit.

Ten einde den invloed van rechte lijnen en omgevende voorwerpen buiten te sluiten, heb ik voor het venster, waardoor ik naar de zwarte plaat zie, een groot wit vlak gebracht, waarin eene opening, die alleen de plaat met hare gelijksoortige omgeving laat beschouwen. Daarenboven heb ik tusschen hoofdhouder en instelraam een metalen cylinder geplaatst van 30 cm. lengte en 18 cm. diameter, zoodanig dat zijne as in de lijn ligt, waarin mediaan- en blik-vlak elkander snijden.

Door de methode met het raam, zooals ze door Prof. Donders is aangegeven, konden we dus een onderzoek doen naar den stand der scheidingslijnen voor elk oog afzonderlijk, naar de instelling van het kruis, en eindelijk naar den hoek V: wij behoefden daarvoor slechts de overbodige koorden uit het instrument te verwijderen.

ONDERZOEK OMTRENT DE VERTICALE EN HORIZONTALE SCHEIDINGSLIJNEN.

Nadat ik het horizontale koord van mijn raam horizontaal gesteld heb, plaats ik mij er recht voor, en stel, terwijl het linker oog gesloten is en het rechter naar den horizon ziet, het verticale koord in. Dit schijnt naar links over te hellen, zoodat het mij eerst verticaal toeschijnt, wanneer ik het eene helling naar rechts gegeven heb. Voor het linker oog geldt juist het omgekeerde:

wanneer het koord zich aan mijn oog verticaal voordoet, neigt het naar links.

Met twee oogen ziende, schijnt de verticale mij werkelijk verticaal toe 1).

Ten einde de meerdere of mindere nauwkeurigheid dezer proeven te kunnen beoordeelen, laat ik hier een reeks van bepalingen in haar geheel volgen 2):

	Linker oog.	Beide	Rechter oog.
graden.	— 0.2	0.01	0.20
	— 0.2	0.01	0.12
	0.35	0.05	0.22
	0.38	— 0.05	0.00
	0.2	— 0.10	0.10
	0.1	0.00	0.20
	0.4	0.10	0.02
	0.3	— 0.01	0.25
	0.38	— 0.02	0.25
	0.4	0.00	0.18
gemiddeld	0°.211	— 0°.01	0°.154

1) Bij het binoculaire zien wordt alzoo de tegengestelde invloed opgeheven, die de neiging der schijnbaar verticale meridianen, bij het beoordeelen eener verticale, op elkander uitoefent.

2) Ik noem eens voor altijd:

Rechts van het rechter oog positief, links van het linker oog positief met beide oogen noem ik rechts positief, en links negatief.

Een volgende maal verkreeg ik als gemiddelden van tien bepalingen:

Linker oog.	Beide.	Rechter oog.
0°.383	0°.00	0°.133

Later herhaalde ik dezelfde proeven nogmaals en vond:

Linker oog.	Rechter oog.
0°.494	0°.407 1)

Uit deze proeven blijkt duidelijk, dat de rechter scheidingslijn naar rechts en de linker naar links overhelt, dat zij dus een hoek maken.

Dr. Küster herhaalde dezelfde proeven en verkreeg:

Linker oog.	Beide.	Rechter oog.
0°.5	— 0°.3	0°.0
0°.5	— 0°.2	0°.0

Hieruit blijkt, dat de rechter scheidingslijn niet afwijkt, de linker omstreeks 0°.5. Met beide oogen stelde hij

---

1) Men zal hierbij opmerken, dat deze cijfers grooter zijn dan de vorige, terwijl uit de later mede te deelen bepalingen blijkt, dat zij werkelijk met hoek V overeenkomen. Ik geloof, dat de oorzaak van den gevonden kleinen hoek bij de eerste te zoeken is in de aanwezigheid der horizontale lijn van het kruis, waardoor de bepalingen geene absolute, doch slechts eene betrekkelijke waarde hebben.

nagenoeg in het midden tusschen de stelling van links en rechts, evenals bij mij het geval was. Overhelling van het hoofd naar den linker schouder zou de oorzaak kunnen zijn, waarom voor het rechter oog 0° en voor beide een negatieve waarde gevonden werd. 1)

Bij andere personen hadden we van tientallen deze uitkomsten:

	Linker oog.	Beide.	Rechter oog.
Frank . . .	0°.27	— 0°.03	1°.13
	0°.74		0°.58
Callan . . .	0°.17	— 0°.05	0°.59
	0°.45		0°.37
Krenchel .	2°.56	— 0°.58	0°.78

Het rechter oog plaatst de koorden naar rechts, het linker naar links, de beide oogen nagenoeg op nul. 2)

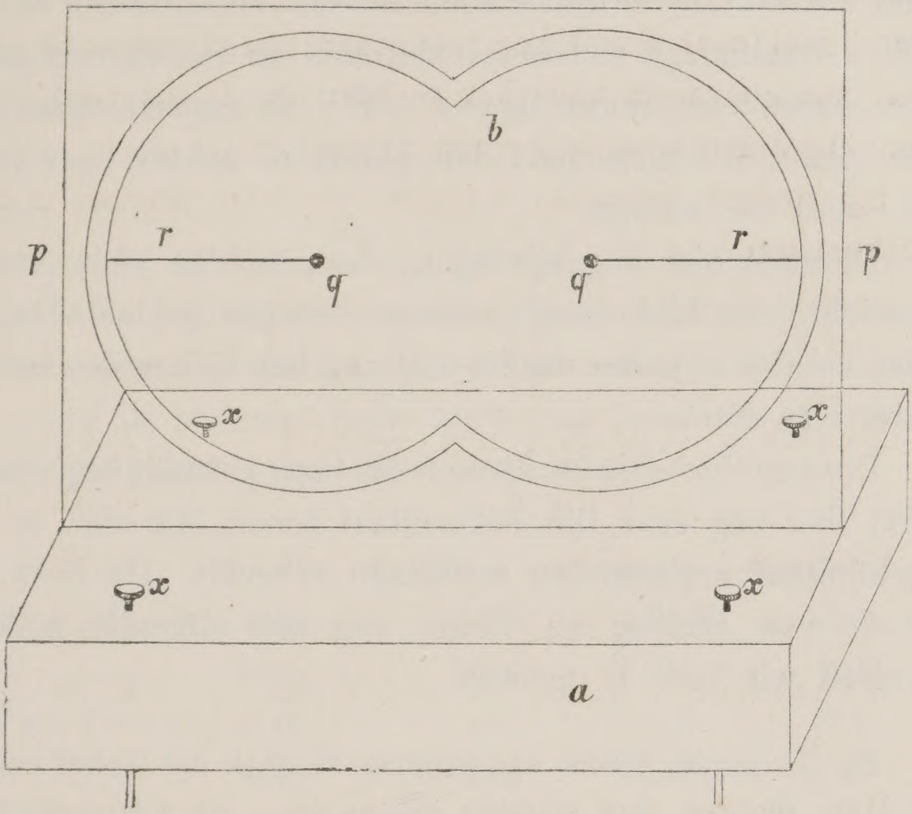
Tot bepaling der *horizontale* scheidingslijnen bediende ik mij in beginsel van de methode van Volkmann.

Op een zwart houten voet fig. 3 *a* van langwerpigen vorm staat loodrecht eene vierkante, dikke plaat *b* van helder zuiver glas, 27 cm. lang en 21 cm. hoog, naar de aanwijzing van Prof. Donders vervaardigd. De voet,

1) Dat de neiging van het hoofd invloed op de beoordeeling heeft, is mij experimenteel gebleken. Wat hierin op rekening van asdraaiing te stellen, wat van spiergevoel afhankelijk is, wordt hier niet nader onderzocht; ik releveer alleen het feit.

2) Dit is door Helmholtz en Volkmann reeds aangegeven.

Fig. 3.



en dus ook de plaat wordt gesteld door middel van vier koperen stelschroeven *x*. Op de glazen plaat zijn twee radii *r r* aangebracht, die 95 mm. lengte hebben en wier draaipunten *q q* 63 mm. van elkander staan; hun wederzijdsche stand is af te lezen op graadbogen, die met gelijken straal uit de twee middelpunten getrokken en in het glas geëtst zijn; de naar elkander gekeerde zijden der bogen zijn niet afgeteekend. De doorschijnende plaat stelde in staat, een verwijderd voorwerp te fixeeren, waarbij ook ongeoefenden hunne bliklijnen parallel kunnen stellen, en het vereenigen der beide cirkels op eene en dezelfde plaat verzekerde den juisten stand in betrekking tot elkander.

Tot het doen van proeven neem ik den cylinder tusschen hoofdhouder en instelraam weg en plaats dan, op 35 cm. afstand van mijne oogen, de plaat zoodanig, dat de

draaipunten met mijn gezichtslijnen en de nulpunten met het horizontale blikvlak samenvallen (vlak, waarin basaallijn, draaiingsas van het instelraam en de zwarte plaat op de verwijderde muur liggen). Wil ik experimenten met de plaat alleen nemen, dan plaats ik achter haar (vóór 't raam) een scherm.

Ik moet hier nog bijvoegen, dat, midden vóór het aangezicht, een klein zwart scherm derwijze geplaatst is, dat het rechter oog den linker radius, het linker den rechter niet zien kan.

Deze methode berust op de reeds meer gemelde beginselen, dat het oog eene lijn horizontaal noemt, die zich op den schijnbaar horizontalen meridiaan afbeeldt. De hoek, die deze van rechter en linker oog met elkander maken, zullen wij hoek H noemen.

Bij de eerste reeks van proeven sloot ik het linker oog en stelde daarop den rechter radius in. De vijf gemiddelden van tientallen zijn:

$0^\circ.03 \qquad 0^\circ.09 \qquad 0^\circ.05 \qquad -0^\circ.03 \qquad 0^\circ.16,$

waaruit blijkt, dat van vijftig instellingen het rechter oog den radius $0^\circ.06$ temporaal te laag instelt en deze scheidingslijn alzoo een hoek van die grootte met den horizontalen meridiaan vormt.

Bij sluiting van het rechter oog verkreeg ik:

$0^\circ.82 \qquad 0^\circ.55 \qquad 0^\circ.73 \qquad 0^\circ.55 \qquad 0^\circ.58,$

zoodat het linker oog gemiddeld $0^\circ.646$ te laag instelt en de scheidingslijn om deze waarde afwijkt.

Met beide oogen één radius instellende, verkreeg ik gemiddeld:

$0^\circ.1 \qquad 0^\circ.1$

Dr. Küster deed op dezelfde wijze (de plaat is gelijk aan de genoemde, alleen ze is niet van glas) honderd bepalingen met het rechter oog en stelde den radius 1°.05 temporaal te laag in; met het linker alleen experimenteerende verkreeg hij eene afwijking van 1°.17 in denzelfden zin 1).

Ten einde bij verscheidene personen de verhouding der verticale en horizontale scheidingslijnen tot de meridianen voor elk oog afzonderlijk en de beide gezamenlijk te kennen, liet ik ze, met recht opgeheven hoofd in de verte ziende, een kruis aan het raam instellen.

		Linker oog.	Beide.	Rechter oog.
1. van Moll.	vert.	1°.0	0°.0	0°.3
	hor.	0.4	0.1	0.5
2. Ter Horst.	vert.	0.5	0.5	— 0.1
	hor.	0.0	0.0	0.0
3. Ritzmann.	vert.	0.7	— 0.4	— 0.3
	hor.	— 0.4	— 0.3	— 0.3
4. v. d. Starp	vert.	0.7	0.0	0.3
	hor.	0.0	0.3	— 0.1
5. Roost.	vert.	0.5	0.2	0.4
	hor.	— 0.6	0.3	0.6
6. Mulder.	vert.	— 0.2	0.4	0.8
	hor.	— 0.7	0.7	0 8
7. Gori.	vert.	1.0	0.5	0.6
	hor.	0.8	0.3	0.6

Men ziet hieruit, dat, met uitzondering van No. 6, voor het rechter oog de schijnbare en werkelijke verticale meri-

1) Ik noem de afwijking positief, als de horizontale scheidingslijn temporaal lager staat dan mediaan.

dianen elkander het meest naderen, en dat de afwijking bij het linker oog het grootst is, terwijl met beide oogen het resultaat nagenoeg weer in het midden ligt, dat alle bepalingen van No. 2 en No. 3 naar links, die van No. 6 naar rechts overhellen.

Wat de horizontale instellingen aangaat, slechts in drie gevallen geven ze duidelijk aan, dat de horizontale scheidingslijnen op rechter en linker oog hoeken vormen, terwijl de bepaling met beide oogen de gemiddelde is. Op te merken is, dat het rechter oog kleiner afwijkingen aangeeft dan het linker, hetgeen door anderen ook reeds wordt aangegeven.

Van de verschillen van verticale en horizontale instelling bij dezelfde persoon weten wij geen rekenschap te geven. Misschien mogen wij als oorzaak der minder nauwkeurige resultaten aannemen, dat eene fout bij het instellen der eene lijn terug moet werken op die der andere, dat de bepalingen gedaan werden door verscheidene personen, die geen oefening in het experimenteeren hadden en dat de cijfers nog eene correctie zouden moeten ondergaan wegens veranderde projectie.

In het algemeen komen overigens deze uitkomsten overeen met hetgeen door anderen gevonden is.

ONDERZOEK OMTRENT HOEK V.

Zooals wij gezegd hebben, bracht Helmholtz de grootte van dezen hoek met de horopter-theorie in verband. Het was dus van veel belang, om hem bij verscheidene personen, studeerenden en niet studeerenden (Hering), te kennen. Jammer, dat zoovelen dezer laatste kategorie en ook verscheidene der eerste (met s achter de namen) niet in staat waren bepalingen te doen,

daar zij groote moeite hadden de dubbelbeelden te zien en ze dan nog telkens verloren 1).

---

1) Het is voor de beoordeeling der waarde mijner proeven niet van belang ontbloot, mede te deelen, dat bij experimenten aan het raam en de plaat ik zelf mij steeds nauwkeurig in den primairen stand bevond, terwijl andere personen alléén met het hoofd rechtop naar den horizon zagen. Deze kunnen dus een fout maken. Maar zij is in elk geval gering; want uit het onderzoek van Berthold is gebleken, dat bij eene blikrichting van 45° naar beneden en 18° naar boven de hoek der schijnbare meridianen eene verandering van slechts één graad onderging, en in de hier gedane proeven werd gevonden, dat deze verandering in de nabijheid van den primairen stand nagenoeg nul is.

NAAM.	hoek V. volgens instelling	afstand oogen tot den bodem in mm.	afstand oogen tot Horopter vlak. 1) in mm.	Refractie. 2)	Aanmerkingen.
v. d. Kuip	0,°093	1580	36670	Hm 1/30	
v. d. Voorst	0,°242	1570	15700	Hm 1/40	
ter Horst s.	0,°240	1650	15700	E	
v. Dortmond	0,°255	1620	14660	Hm levior	
Pennink s.	0,°476	1590	7857	E	
Eichelberg	0,°478	1700	7586	E	
Luchtmans s.	0,°633	1610	5946	E	
Gori s.	0,°668	1530	5000	O.D. M 1/16 Asm 1/24	stijging.
	0,°812			O.S. M 1/12	
Mulder s.	0,°757	1650	4400	E	„
	0,°903				
Böckmann s.	0,°896	1670	4150	O.D. Ash 1/10 Asm 1/30	geringe daling
	0,°865			O.S. Ash 1/24	
v. Moll s.	0,°9	1710	4074	E	gemiddeld.
v. d. Starp s.	1,°057	1480	3492	O.D. M 1/24 Asm 1/40	
				O.S. Hm 1/60 Ash 1/18	
v. d. Ven	1,°145	1410	3142	E	stijging.
	1,°197				
Ritzmann s.	1,°40	1690	2894	O.D. M 1/7	op verschillende tijden ingesteld.
	1,°36			O.S. M 1/8 Asm	
	1,°095				
Küster s.	1,°310	1610	2719	E	stijging.
	1,°350				
Goenee	1,°598	1450	2528	E	
J. Pennink s.	2,°184	1590	1691	O.D. M 1/2	met bril.
	2,°173			O.S. M 1/15	zonder bril.
Wesselink s.	2,°213	1600	1666	M 1/10	
Kagenaar	2,°18	1590	1570	O.D. Ash 1/40	stijging.
	2,°51			O.S. Ash 1/24	

1) De onderlinge afstand der oogen is gesteld op 64 mm.

Omdat hoek H zoo klein en veranderlijk is en meestal negatief gevonden wordt, is hij bij deze berekening van hoek V niet in acht genomen. Daarenboven was hij mij van tal van personen onbekend: de hier aangegeven cijfers zullen dus nog als iets te klein moeten beschouwd worden.

2) E = Emmetropie. Hm = Hypermetropie. M = Myopie. Asm. = myopisch, Ash = hypermetropisch Astigmatisme.

Laten we hier nog hoek V bijvoegen, zooals wij hem bij verschillende schrijvers vinden aangegeven:

NAAM.	studeerend of niet stud.	hoek V volgens instelling.	afstand oogen tot den bodem. in mm.	afstand oogen tot Hor. vlak. in mm.	Refractie.
Hering	stud.	0,°66	1586	5930 1)	M
Käherl	stud.	1,°20	1600?	3055	
Schweigger-Seidel	stud.	1,°44	1600?	2557	M
Berthold	stud.	1,°95	1600?	1880	
H. Welcker	stud.	1,°99	1600?	1848	E
Knapp	stud.	2,°13	1627	1678 1)	M
Volkmann	stud.	2,°15	1600?	1704	E
Helmholtz	stud.	2,°37	1660	1645 1)	O.D. = E
Dastich	stud.	2,°6	1640	1371 1)	O. S. = M

Met de plaat vond ik mijn hoek V, als gemiddelde van 20 bepalingen, = 1°.05.

Het blijkt uit deze verschillende bepalingen zeer duidelijk, dat de grootte van hoek V volkomen individuëel is. Bovendien wordt hij bij dezelfde persoon niet altijd even groot aangegeven. Helmholtz onderstelde, dat er een verband zou bestaan tusschen de refractie en den hoek V. „Es kann sich" zegt hij „bei normalsichtigen „Augen die Uebung bilden, die Bilder derjenigen Netzhaut-„puncte gleich zu localisiren, auf welchen beim Gehen „die gleichen Punkte des Bodens sich abzubilden pflegen. „Kurzsichtige Augen, die den Fussboden nicht deutlich „sehen, werden diesem Einflusse entzogen sein und ihre Iden-„titätsverhältnisse mehr an nahen Gegenständen ausbilden „müssen." 2) Hiermede zou in verband staan, dat hoek V

1) De afstand der oogen onderling, bekend zijnde, is in rekening gebragt, niet bekend, op 64 mm. gesteld.

2) Helmholtz. Physiol. Optik. pag. 715.

bij myopen kleiner is. Maar in de door mij gevonden cijfers vindt het feit geen bevestiging, en daarmede vervalt de verklaring.

Al spoedig was gebleken, dat bij het voortzetten der proeven hoek V allengs stijgende is. Ten einde die stijging nader te leeren kennen, deed ik 120 bepalingen met eene halve minuut rust tusschen elk tiental. Ik verkreeg de volgende cijfers:

1e reeks	0°.846	0°.877	0°.965	1°.074
2e „	1°.17	1°.13	1°.170	1°.175
3e „	1°.145	1°.214	1°.217	1°.29

Een ander maal waren de gemiddelden van 60 bepalingen, zonder rust tusschen elk tiental:

0°.815	0°.9	0°.946	1°.02	0°.949	1°.065

Met enkele uitzonderingen is alzoo steeds duidelijk stijging te bespeuren.

Om de vraag, of die stijging een grens heeft, te beantwoorden, deed ik 200 bepalingen zonder rust. Zie hier de gemiddelden der tientallen:

1e reeks	0°.85	0°.84	0°.95	1°.02	1°.00
2e „	1°.00	1°.03	1°.03	1°.02	1°.04
3e „	1°.06	1°.04	1°.05	1°.03	1°.06
4e „	1°.06	1°.05	1°.05	1°.04	1°.07

De stijging, die hier vrij onregelmatig schijnt, blijkt duidelijker, als men 2 tientallen bij elkander telt. Bij 2°.12 schijnt nu de grens bereikt te zijn:

1e reeks	1°.69	1°.97	2°.00	2°.06	2°.06
2e „	2°.10	2°.08	2°.12	2°.12	2°.11

Ik deed 60 instellingen met een rust tusschen elk der tientallen van twee minuten en kreeg deze cijfers:

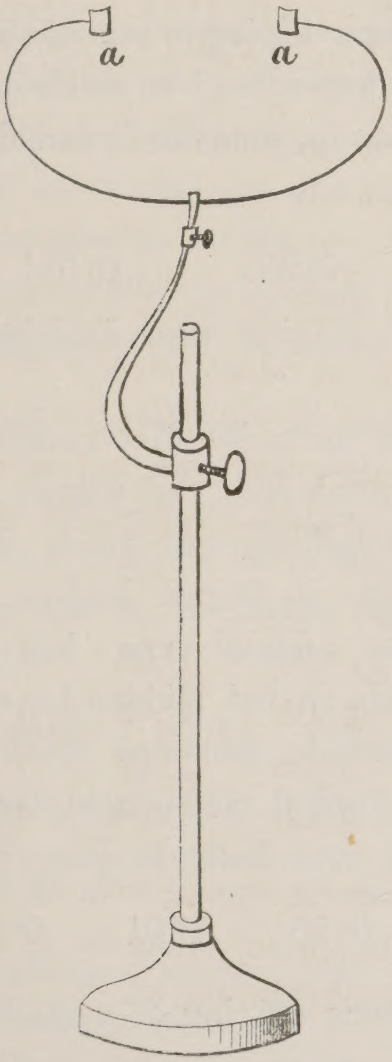
1°.177 1°.124 1°.051 0°.968 1°.008 0°.945

Op een anderen dag herhaalde ik hetzelfde onderzoek en verkreeg als uitkomst:

0°.959 0°.946 0°.910 0°.970 0°.900 0°.927

De twee minuten rust werden zonder eenige bepaalde bezigheid doorgebracht. De uitkomsten leeren, dat deze rust voldoende is, om de stijging te beletten.

Fig. 6.



Daar ik opgemerkt had, dat bij het voortzetten der proeven de afstand der halfbeelden allengs kleiner werd rep. de gezichtslijnen allengs meer divergeerden, onderstelde ik, dat de stijging van V daarmêe zou kunnen in verband staan.

Ten einde de gezichtslijnen parallel te houden, bracht ik nu vlak voor de oogen een gebogen koperdraad, als fig. 6 afgebeeld, waarvan de einden *a a* 63 m.m., d. i. de afstand mijner draaipunten, van elkander staan. Wanneer ik deze

punten vereenig, zijn mijne gezichtslijnen parallel gericht. Deze boog heeft eenigen invloed op het beoordeelen van de grootte van hoek V; doch aangezien hier enkel de vraag is naar de verhouding van de eerste tot de laatste instelling, zoo kan dat buiten rekening blijven.

Ik deed 50 bepalingen achter elkander, zonder dat er stijging te bespeuren was:

0°.177 0°.131 0°.118 0°.054 0°.149

Later nogmaals 40, waarvan de gemiddelden der tientallen:

0°.255 0°.235 0°.266 0°.234

waren en waarin dus weer geen stijging te bemerken was.

Ik verwijderde daarop den koperdraad en stelde onmiddellijk veertigmaal zonder pauze in, waarvan de gemiddelde der tientallen:

0°.809 0°.855 0°.905 0°.921,

zoodat in dit laatste geval de stijging weer duidelijk aan den dag kwam.

Ik bezigde nog eene andere methode. Het vaststaande koord in mijn raam α' β' werd door een witten draad vervangen, waaraan in het midden een roode strook bevestigd zit, van 6 cm. lengte en 6 mm. breedte.

Het zwarte koord, welks afstand van het witte 63 mm. bedraagt, valt nu steeds in het midden der strook met het witte samen, waarmede aan den eisch van parallel zien voldaan is. Ik deed 6 malen acht bepalingen zonder rust en verkreeg voor hoek V deze cijfers:

0°93 0°.87 0°.92 0°.96 1°.01 0°.96

Er had in dit geval dus geene stijging of verandering van hoek V plaats.

Het schijnt mij toe, dat wij in deze uitkomsten voldoenden grond hebben, om de stijging met de *divergentie* in verband te brengen.

ONDERZOEK OMTRENT HOEK H.

Terwijl mijn hoofd in het raam bevestigd en aan den linker radius der plaat een onbewegelijke horizontale stand gegeven was, stelde ik den rechter radius horizontaal en in het verlengde van den linker in. De richting van den radius geeft den stand van de horizontale scheidingslijn aan. Aangezien de linker radius horizontaal geplaatst is en alzoo niet bepaald met de linker horizontale scheidingslijn samenvalt, geeft deze instelling niet volkomen juist hoek H aan. Men zal daarvoor de halve som der gemiddelden van linker en rechter instelling moeten nemen.

In genoemden stand deed ik 50 bepalingen, waarvan de gemiddelden der tientallen waren:

$-0^\circ.45 \quad -0^\circ.28 \quad -0^\circ.25 \quad +0^\circ.03 \quad +0^\circ.15$

De gemiddelde der vijftig is alzoo $-0^\circ.16$.

In dezen zelfden stand wordt, terwijl de rechter radius onbewegelijk is, de linker ingesteld met het volgend resultaat:

$0^\circ.08 \quad 0^\circ.31 \quad 0^\circ.49 \quad 0^\circ.66 \quad 0^\circ.84$

De gemiddelde van vijftig bepalingen is $0^\circ.476$.

Hoek H $= \dfrac{0^\circ.476 - 0^\circ.16}{2}$ is dus $0^\circ.158$.

Opmerking verdient, dat in deze bepalingen stijging waar te nemen is.

Den volgenden dag herhaalde ik dezelfde proeven en

vond, terwijl de rechter radius onbewegelijk gesteld was, deze gemiddelden van tientallen:

0°.12 0°.20 0°.54 0°.56 0°.48 0°.65

Voor het linker oog alzoo is de gemiddelde der zestig = 0°.425.

De linker onbewegelijk en de rechter ingesteld wordende gaven deze cijfers:

0°.13 0°.05 0°.22 0°.44 0°.60 0°.63

Voor het rechter oog is alzoo de gemiddelde van zestig bepalingen = 0°.345.

Hoek H wordt in dit geval gevonden als 0°.385, en dus niet veel grooter dan boven, in aanmerking nemende, dat hier 120, daar slechts 100 bepalingen gedaan zijn en bij de voortgaande stijging de laatste 20 hooger uitvallen.

Ik herhaalde later nogmaals deze bepalingen, terwijl de linker radius vast stond en de rechter ingesteld werd, en kreeg van tachtig bepalingen deze gemiddelden:

0°.16 0°.39 0°.47 0°.49 0°.50 0°.40 0°.72 0°.54

Alzoo van 80 bepalingen hier de gemiddelde = 0°.458, boven van 60 bepalingen = 0°.345.

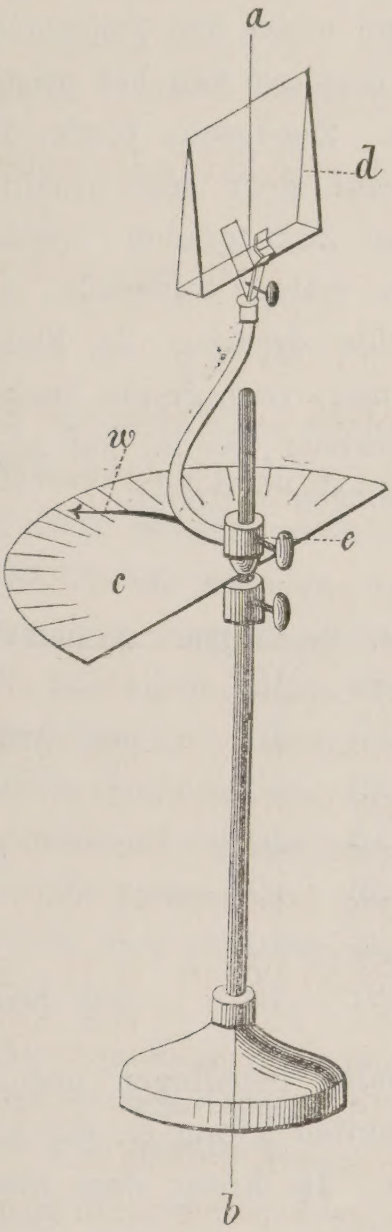
In de tientallen is de stijging vrij duidelijk.

Dr. Küster heeft mij eenige bepalingen, in primairen stand naar dezelfde methode verricht, ter hand gesteld: de rechter vaststaande en de linker ingesteld wordende, was de gemiddelde van negentig = 1°.984; de linker vaststaande, was de gemiddelde van honderd = 1°.987, zoodat bij hem hoek H = 1°.98 is.

Ten einde van vele personen hoek H te kennen, moesten we naar eene methode uitzien, die minder oefening verlangt.

Prof. Donders gaf de volgende aan de hand.

Fig. 7.



Op een zwart bord, op 8 meters afstand van den waarnemer geplaatst, is eene witte lijn volkomen horizontaal getrokken. Omstreeks 40 ctm. er onder, is een wit koord juist evenwijdig daaraan uitgespannen.

Neemt men vóór het rechter oog een prisma van 4 graden, met brekingshoek naar boven en zoodanig geplaatst, dat het vlak, dat den brekingshoek halveert, evenwijdig is aan het bord, dan wordt de onderste lijn (het koord) in de nabijheid der bovenste gezien. Is hoek H = 0, dan vertoonen zij zich evenwijdig. Is er verschil in richting, dan geeft dit verschil hoek H aan. Draait men nu het prisma om eene verticale as *a b*, loodrecht op de basis (zie fig. 7), dan verandert de richting van het koord en kan men het evenwijdig met de lijn instellen. Men heeft nu slechts den invloed dier draaiing te berekenen of empirisch te bepalen. Wij verkozen het laatste. Te dien einde gaven we aan het koord, dat om zijn eene einde als vast punt draaibaar is, achtereenvolgens de helling van 0°.2, 0°.4, 0°.6, 0°.8 en plaatsten het prisma zoo voor het oog, dat de brekende kant dwars door het midden der pupil ging. Zoo zag

men met hetzelfde oog het beeld der lijn en van het koord dicht bij elkander. In den oorspronkelijken stand van het prisma, zag men ze nu onder den genoemden hoek, en men had dien door draaiing van het prisma om de verticale as te corrigeeren. Zoodoende bleek, dat 0°.2, 0°.4, 0°.6 en 0°8 respectievelijk door eene draaiing van omstreeks 3.9, 8.2, 15 en 22.5 graden werden gecompenseerd. Deze bepalingen waren voldoende, om uit de bij de proeven vereischte draaiing de kleine waarden van hoek H te berekenen: voor groote hoeken is trouwens de methode niet bruikbaar, omdat het afgeweken koord zich dan tevens gebogen vertoont.

De resultaten waren deze: 1)

Naam.	Hoek van prisma.	Hoek H.	Bepalingen.	Aanmerk.
Ter Horst.	— 2°.4	— 0°.12	10.	
v. d. Starp.	— 0°.6	— 0°.03	10.	met bril.
Mulder.	— 5°.8	— 0°.29	10.	
Gori.	3°.1	0°.15	10.	
Ritzmann.	— 6°.0	— 0°.30	10.	
Luchtmans.	— 4°.6	— 0°.23	10.	
Wesselink.	— 15°.3	— 0°.61	10.	met bril.

Ik zelf heb verscheidene malen bepalingen gedaan, en wel bijna altijd als ik van buiten kwam en mij niet met lezen had bezig gehouden. Ik kreeg deze resultaten 2):

---

1) De waarnemers zagen met recht opgeheven hoofd door het prisma.

2) Op te merken is, dat deze gevonden hoek niet juist hoek H aangeeft, omdat het linker oog eene horizontale lijn fixeert; juister ware het voor O.S. hetzelfde te herhalen en dan de gemiddelde der som van beiden te nemen $\frac{O.D. + O.S.}{2}$.

Hoek v. prisma.	Hoek H.	Bepalingen.	Aanm.
1°.2	0°.06	20.	
— 4°.8	— 0°.24	30.	
— 1°.5	— 0°.07	20.	
— 2°.6	— 0°.13	15.	
— 0°.6	— 0°.03	30.	hoofd een weinig gebogen.
5°.4	0°.27	10.	
0°.7	0°.03	10.	
10°.8	0°.45	5.	

In zooverre deze methode juist is, blijkt hieruit, dat hoek H, hoewel klein, vrij groote verschillen oplevert, onder schijnbaar gelijke omstandigheden, — des te vreemder, omdat bij het instellen der verticalen steeds (hoe vaak ook gedaan) nagenoeg dezelfde hoek V waargenomen werd.

Ik gebruikte voorts het raam van Prof. Donders, nader door hem zelven te beschrijven, waarmede, naar hetzelfde beginsel als de hoek der verticale, die der horizontale scheidingslijnen kan bepaald worden.

Talrijke reeksen nu, op verschillende tijden, naar onderscheidene methoden verkregen, gaven de volgende resultaten:

Raam	van Prof. Donders,	gemiddeld	hoek H	= — 0°.38
Plaat,	20 bepalingen,	〃	〃	= — 0°.6
Raam,	10 bepalingen,	〃	〃	= — 0°.31
Plaat,	〃 〃	〃	〃	= — 0°.28
Raam,	〃 〃	〃	〃	= — 0°.31
Plaat,	〃 〃	〃	〃	= — 0°.51
Raam,	〃 〃	〃	〃	= + 0°.035
Prisma,	〃 〃	〃	〃	= — 0°.395

Het schijnt mij toe, dat de afwisselende grootte van hoek H, door mij bij verschillende methoden gevonden, nu eens met positieve dan met negatieve waarden, het besluit van Helmholtz rechtvaardigt, dat de schijnbaar

horizontale meridianen in den primairen stand nagenoeg met de werkelijke samenvallen.

Bij het mededeelen der eerste bepalingen van hoek H heb ik reeds opgemerkt, dat, evenals bij hoek V, geregelde voortzetting der bepalingen stijging ten gevolge had. Ik heb het echter niet van overwegend belang geoordeeld, om, evenals voor hoek V, dezelfde proeven te herhalen: alléén wensch ik nog mede te deelen, dat, ten einde te zien, of er een grens voor de stijging is, tachtig bepalingen gedaan werden, die deze gemiddelden opleverden:

1e reeks — 0°.371 — 0°.391 — 0°.347 — 0°.339,
2e reeks — 0°.362 — 0°.312 — 0°.287 — 0°.258,

waaruit nog geen grens af te leiden is.

Helmholtz 1) heeft op de veranderlijkheid van hoek H ook reeds opmerkzaam gemaakt. Hij merkte op, dat, na eenigen tijd geconvergeerd te hebben met naar beneden gericht blikvlak, de schijnbaar horizontale meridianen bij instelling een hoek vormen. Heeft hij gedurende eenigen tijd experimenten gedaan of parallel gezien, dan ontbreekt deze. Hij laat den hoek afhangen van vermoeidheid der oogspieren, als gevolg waarvan het oog, bij het hernemen van den primairen stand, eene tegengestelde draaiing om zijne as zou maken. De hoek, die, zoo aanwezig, positief gevonden wordt, verdwijnt dus langzamerhand. Mijne proeven wezen, zooals wij zagen, op een invloed der neiging tot divergentie.

GELIJKTIJDIG ONDERZOEK VAN V EN H.

Het meer constante in de bepalingen van V en het

---

1) Arch. f. Ophth. Band X, pag. 3 en Phys. Opt. pag. 702.

veranderlijke van H maakten het wenschelijk, de hoeken V en H gelijktijdig te bepalen.

Om den invloed van voortgezette bepalingen te kennen, plaatste ik voor mijn raam de plaat en stelde met het rechter oog den rechter radius, met het linker den linker radius in. Tevens werd hoek V ingesteld. Ik kreeg deze cijfers:

Hoek V.	Hoek H.	V — H.
0°.566	— 0°.3	0°.866
0°.976	0°.26	0°.716
0°.986	0°.68	0°.306
1°.038	0°.98	0°.058
1°.156	1°.26	— 0°.104
1°.158	1°.20	— 0°.042
1°.156	1°.14	0°.016,

waaruit men kan afleiden: dat hoek V steeds grooter werd, bij de eerste bepalingen snel, later langzaam; dat hoek H, hoewel minder, aanvankelijk ook stijgende was; dat, nadat eenige bepalingen gedaan waren, hoek V en H nagenoeg gelijk bleven. 1)

In theoretischen zin zou men mogen verwachten, dat de verschillen van V en H constant zouden zijn. Neemt men echter in aanmerking, dat de bepalingen aan de plaat niet zoo nauwkeurig af te lezen zijn, dat het oordeel, of men juist ingesteld heeft, veel moeielijker is bij H dan bij V, dat door rechter en linker radius afzonderlijk in te stellen de gemiddelde fout in tegengestelden zin kan liggen, dan kan het ons niet bevreemden, dat het verschil tusschen V en H niet volkomen constant gevonden wordt. De afwijkingen worden geringer, als men de vijf eerste (gewoonlijk minder nauwkeurige) bepalingen

1) Deze cijfers zijn de gemiddelden van vijftallen.

niet mederekent, en de gemiddelde van tien in plaats van vijf bepalingen neemt. Wij hebben dan:

H = 0°.47	1°.12	1°.17	en
V = 0°.98	1°.09	1°.15	

Ik deed daarop eenige bepalingen aan het raam van Prof. Donders (zie blz. 73) en berekende de gemiddelden voor vijftallen. Tusschen elk vijftal eenige minuten rust:

V =	0°.44	0°.54	0.°40	0°.77	0°.70	0°.88	0°.87	0°.80
H =	— 0°.35	— 0°.36	— 0°.33	— 0°.28	— 0°.40	— 0°.39	— 0°.36	— 0°.37 1)

De stijging voor V ontbreekt niet, is echter niet zeer evident; voor H bestaat ook in den aanvang eenige stijging, later niet te bespeuren.

Eene herhaling dezer zelfde proeven gaf als gemiddelden der tientallen:

Hoek V =	0°.675	0°.70	0°.76	0°.74	0°.775
Hoek H =	— 0°.49	— 0°.49	— 0°.49	— 0°.53	— 0°.49.

Wij zien hier V 0°.1 stijgen, H constant blijven. Het verschil is klein genoeg, om aan waarnemingsfout te worden toegeschreven.

Eene nieuwe reeks proeven werd aan mijn raam gedaan. Bij vaststaanden linker radius den rechter instellende, deed ik vijftig bepalingen, met weinig rust tusschen elk tiental:

Hoek V =	0°.86	0°.80	0°.90	1°.00	0°.97
Hoek H =	0°.64	0°.60	0°.75	0°.77	0°.73.

De stijging is voor beide gering, maar genoegzaam gelijk.

Een andermaal had ik bij veertig bepalingen, zonder rust, deze resultaten:

---

1) Onder hoek V staat de daarbij behoorende hoek H.

Hoek V =	1°.14	1°.13	1°.14	1°.17
Hoek H =	0°.10	0°.22	0°.31	0°.43.

Hier vinden we het omgekeerde van hetgeen boven gezien werd: H stijgt 0°.3 en V is constant.

Een volgenden dag kreeg ik deze gemiddelden van achttallen:

Hoek V =	0°.65	0°.73	0°.98	1°.02	1°.07	1°.12
Hoek H =	— 0°.08	0°.09	0°.21	0°.22	0°.225	0°.43

De stijging is hier zeer evident, voor beide nagenoeg gelijk.

Eindelijk deed ik, met het linker oog den linker radius instellende, veertig bepalingen zonder rust en kreeg deze gemiddelden:

Hoek V =	0°.975	0°.925	1°.10	1°.14	1°.33
Hoek H =	0°.27	0°.38	0°.76	1°.00	1°.03,

waarbij voor beide stijging zeer duidelijk is, het sterkst voor H.

Deze reeksen leeren in het algemeen, dat, ook bij de bepaling van V en H gelijktijdig, de stijging aan het voortzetten der proeven, zonder pauze, gebonden is.

Het scheen voorts belangrijk V en H te bepalen, waar kunstmatig asdraaiing was voortgebracht.

Achter de koorden van het raam van Prof. Donders (zie blz. 73) kon een stuk carton worden aangebracht, waarop van dezelfde in roode letters 1) gedrukte smalle bladzijde twee exemplaren naast elkander zoo bevestigd waren, dat ze onder een willekeurigen hoek met elkan-

---

1) Roode letters werden gekozen, omdat vóór deze de zwarte koorden beter werden gezien en ingesteld.

der konden gebracht worden: het linker staat vast, het rechter is om zijn middelpunt draaibaar, en op een graadboog kan men den hoek aflezen. In de verte ziende, voor de letters geaccommodeerd (met bril 1/15), beginne men te lezen, — en de poging tot vereeniging der naar elkander hellende exemplaren wekt eene asdraaiing op.

Zie hier de gemiddelden van eenige vijftallen. De eerste rubriek geeft den hoek der bladzijden aan; ik noem hem positief als de bladzijden naar boven, negatief, als ze naar beneden divergeeren:

Hoek der letters.	Hoek V.	Hoek H.	V—H
2°	1°.34	0°.166	1°.174
3°	1°.65	0°.336	1°.314
4°	1°.94	0°.574	1°.366
5°	2°.19	0°.906	1°.284
0°	1°.05	0°.006	1°.044
— 2°	0°.38	— 0°.268	0°.648
— 3°	0°.16	— 0°.602	0°.762
— 4°	— 0°.036	— 0°.916	0°.880

Een volgende maal kreeg ik deze resultaten:

Hoek der letters.	Hoek V.	Hoek H.	V—H
0°	0°.764	— 0°.10	0°.864
— 2°	0°.14	— 0°.38	0°.524
— 3°	— 0°.14	— 0°.62	0°.484
— 4°	— 0°.32	— 0°.77	0°.45
— 5°	— 0°.45	— 1°.17	0°.72
0°	0°.54	— 0°.426	0°.966
2°	1°.3	— 0°.01	1°.31
3°	1°.73	0°.08	1°.65
4°	2°.11	0°.35	1°.76
5°	2°.29	0°.63	1°.66

Uit deze proeven blijkt, evenals uit de voorgaande, dat zoo al hoek V en H niet absoluut in dezelfde mate toe

of afnemen, hunne verschillen nagenoeg gelijk blijven 1). Deze resultaten bevestigen de vroegere bepalingen.

Om den invloed van een in richting veranderd blikvlak op V en H te kennen, heb ik aan mijn raam de verandering nagegaan, die V en H ondergaat bij het naar boven en beneden zien.

Ik heb de proeven in deze volgorde verricht:

0 = primaire stand.
\+ naar boven.
\+ naar boven.
0 = primaire stand,
\+ naar boven.
0 = primaire stand.
0 = primaire stand.
\+ naar boven.

Naar beneden = negatief, in dezelfde orde. De cijfers in de rubrieken geven nu het verschil bij 0° en het naar boven en beneden zien aan.

Richting blikvlak.	Hoek V.	Hoek H.
0°		
10°	0°.038	— 0°.05
15°	0°.103	0°.1
20°	0°.107	0°.35
25°	0°.185	0°.175
30°	0°.87	0°.937
0°		
— 10°	— 0°.065	0°.125
— 15°	— 0°.02	— 0°.062
— 20°	— 0°.113	— 0°.037
— 25°	— 0°.215	— 0°.137
— 30°	— 0°.325	— 0°.262

1) Bij negatieve draaiing schijnt het bovenste gedeelte van het vlak, waarin de letters liggen, naar mij toe te komen, het onderste van mij af te gaan; bij positieve draaiing, omgekeerd.

Bij richting van het blikvlak naar boven wordt V steeds grooter, H, met éene uitzondering, evenzoo.

Bij richting naar beneden wordt V steeds kleiner, H evenzoo, doch onregelmatig.

Hieruit blijkt, dat, bij verschillend gericht blikvlak, de invloed op V en H in denzelfden zin plaats heeft.

Verder ziet men, dat geringe neigingen van het hoofd bepaalde veranderingen van hoek H teweeg brengen, zoodat we, met recht opgeheven hoofd in de verte ziende, gemakkelijk het hoofd eene neiging geven kunnen, waarbij de schijnbaar horizontale meridianen geen hoek vormen, d. i. met de werkelijke samenvallen.

Wanneer we nu het geheel resumeeren, dan komen we tot deze uitkomsten:

1. dat elk oog afzonderlijk den hoek der scheidingslijn met den werkelijken meridiaan vrij nauwkeurig beoordeelt;

2. dat hoek V bij verschillende personen van 0° tot omstreeks 3° verschilt, zooals uit de tweede kolom blz. 64 te zien is;

3. dat er geen verband bestaat tusschen de refractie en de grootte van hoek V;

4. dat de grootte van hoek V bij dezelfde personen niet altijd even groot gevonden wordt: vele bepalingen snel achter elkander doen hoek V stijgen;

5. dat hoek H in het algemeen veel kleiner is dan V, maar bij verschillende bepalingen grootere afwijkingen biedt, waarbij de waarden nu eens positief, dan weer negatief gevonden worden, de gemiddelden als ongeveer horizontaal aan te nemen zijn;

6. Dat de onderstelling van Helmholtz, als zou de tangens van den halven hoek V gelijk zijn aan den afstand der grondlijn tot den bodem, gedeeld door den halven afstand der oogen, slechts op enkele personen past, dat alzoo de *bodem*, waarop we loopen, in het algemeen geen *horoptervlak* is;

7. dat de meening van Helmholtz, als zouden de schijnbare met de werkelijke horizontale meridianen samenvallen, genoegzaam bewaarheid wordt, om te kunnen aannemen, dat in den primairen stand de oneindige ruimte *horizontale horopter* is;

8. dat, bij gelijktijdige waarneming van V en H, voortgezette bepalingen, kunstmatig teweeg gebrachte asdraaiing en veranderde richting van het blikvak nagenoeg gelijken invloed op beide hebben, zoodat bij de asdraaiing het oordeel over de betrekkelijke ligging van V en H bijna gelijk blijft.

IMBIBITIE ALS OORZAAK VAN ELECTRICITEITS-ONTWIKKELING.

DOOR

TH. W. ENGELMANN.

Wanneer een voor drenking vatbaar, georganiseerd lichaam door het opnemen van vocht opzwelt, ontstaat er een electrische stroom, die zoo lang duurt als de opzwelling voortgaat. De electro-motorische kracht hangt af van de soort van het weefsel en van den aard der indringende vloeistof. Zij schijnt in 't algemeen voor ieder weefsel des te grooter te zijn, hoe sterker de opzwelling is en hoe sneller zij plaats heeft. In de verschillende weefsels is zij, naar het schijnt, des te grooter, hoe grooter de mechanische kracht van opzwelling. In de door mij onderzochte gevallen (imbibitie van peezen, peesvliezen, gedoode spieren, epidermis, kraakbeen etc. met kaustische alkalien, minerale en organische zuren van verschillende concentratie) was de richting van den stroom gelijk aan die van het indringend vocht.

Bij inkrimping, tengevolge van vochtonttrekking, werden stroomen van tegenover gestelde richting waargenomen.

De proeven waarvan het voorafgaande de voornaamste

resultaten bevat, werden op de volgende wijze genomen. Het weefselstuk, dat aan de proef zoude worden onderworpen, werd van te voren vele uren tot dagen lang uitgewasschen met dikwijls hernieuwde groote hoeveelheden van hetzelfde vocht, dat tot afleiding der stroomen naar den multiplicator diende. De afleiding geschiedde door middel van de niet polariseerbare electroden van du Bois-Reymond, welker kleipunten met keukenzoutsolutie van 0.5—1°/₀ of met geconcentreerde solutie van sulphas zinci gedrenkt waren. De stroomen werden waargenomen met den spiegel-galvanometer van Wiedemann, wiens magneetspiegel door een daaronder geplaatsten magneetstaaf meer of minder astatisch kon gemaakt worden. Steeds werden de electro-motorische krachten gemeten en wel volgens de compensatie-methode, in den vorm haar door du Bois-Reymond 1) gegeven. De graduatieconstante van den compensator was in de volgende proeven gelijk aan 0.0001 Daniell. Als meetketen diende een Grovesche cel, waarvan de bestendigheid der kracht volgens eene insgelijks door du Bois-Reymond 2) gegeven voorschrift op ieder oogenblik gedurende de proef gemakkelijk en nauwkeurig kon worden gecontroleerd.

De weefselstukken, die in den regel tot prismen of plaatjes van nagenoeg gelijke grootte en vorm waren gesneden, werden dwars op een smal glazen of porceleinen

1) E. du Bois-Reymond, Beschreibung einiger Vorrichtungen und Versuchsweisen zu physiolog. Zwecken. Abhandl. der K. Akademie der Wissensch. zu Berlin 1862, blz. 107 sqq. — Ueber die electromotorische Kraft der Nerven und Muskeln. Archiv für Anatomie, Physiol. etc. 1867. blz. 419 sqq.

2) E. du Bois-Reymond, Ueber die Erscheinungsweise des Muskel- und Nervenstromes bei Anwendung der neuen Methoden zu deren Ableitung. Ibid. 1867. blz. 257.

plaatje gelegd, zoodat hunne uiteinden vrij over de zijranden van het plaatje uitstaken. Daarna onderzocht ik, door ze achtereenvolgens van verschillende plaatsen af te leiden, of ze op zich zelve reeds electromotorisch werkzaam waren. Was dit, zooals trouwens altijd, niet het geval — de kracht der stroomen, die men wel eens vindt, is zoo uitermate gering, dat zij volkomen verwaarloosd worden mag — dan werden de kleipunten spits aan de beide eindvlakten van het weefselstuk aangelegd en nu in de onmiddellijke nabijheid van de éene, rechtsche, kleipunt, meestal direct op de afgeleide plaats, door middel van eene pipette, een druppel van het te imbibeeren vocht gebracht. Soms werd ook, zonder dat dit van eenig essentiëel belang bleek te zijn, tusschen rechter kleipunt en weefselstuk een met het te imbibeeren vocht volkomen gedrenkt schijfje vloeipapier of hertenleder van ongeveer 0.5 ctm. middellijn geplaatst.

Het spreekt van zelf, dat voor iedere proef een nieuw praeparaat en nieuwe kleipunten gebezigd werden.

Ik laat hier eenige proeven als voorbeelden volgen.

A. Proeven op *peesweefsel*.

1) Stuk eener versche kalfspees, 15 mm. lang en 6 mm. breed en hoog, 2 dagen lang met NaCl 0.5°/ₒ uitgewasschen.

Afgeleid van verschillende plaatsen: Electr. kracht (EK) = 0.

Tusschen rechter electrode en pees een droppel *kali causticum* van 35°/ₒ gebracht: onmiddellijk sterke stroom, in het praeparaat van rechts naar links gericht. EK, ongeveer ½ minuut later, nog iets hooger dan 290 Cpgr; zinkt aanhoudend, hoewel langzaam; na 5 minuten bedraagt zij nog ca 250 Cpgr.

Electroden direct met elkander verbonden: EK = 0.

Weder op het praeparaat geplaatst: EK = ca 240 Cpgr, bestendig dalende.

2) Stuk derzelfde pees, 16 mm. lang, 10 mm. breed, 3 mm. hoog. Op dezelfde wijze behandeld.

Van verschillende plaatsen afgeleid: EK = 0.

Tusschen rechter electrode en pees één droppel *kali causticum* van 35%: onmiddellijk sterke stroom, in het praeparaat van rechts naar links. EK aanvankelijk iets boven 300 Cpgr, daalt binnen weinige oogenblikken tot op ongeveer 290 Cpgr, daarna langzaam verder. Vijf minuten later nog iets hooger dan 200 Cpgr.

3) Stuk eener andere pees, 20 mm. lang, 5 mm. breed en hoog; 20 uren met NaCl 0.5% uitgewasschen. — Geen eigen electrische stroomen.

Één droppel *kali causticum* van 35% op de punt der rechter electrode gebracht: onmiddellijk sterke stroom van rechts naar links in de pees. EK in de eerste halve minuut iets boven 280 Cpgr; zinkt in de daarop volgende minuten achtereenvolgens op 275, 266, 261, 256 Cpgr. enz.

4) Stuk van een pees, die 2 dagen met NaCl 0.5% was uitgewasschen. — Van dezelfde dimensies als het vorige.

Geen stroomen. — Een met *kali causticum* van 7% gedrenkt lederschijfje wordt tusschen rechter electrode en eindvlakte der pees geplaatst: onmiddellijk sterke stroom van dezelfde richting als in de vorige proeven. EK aanvankelijk iets hooger dan 250 Cpgr, bedraagt na 3 minuten 222 Cpgr, nog 2 minuten later 210 Cpgr.

5) Stuk pees, 20 uren in NaCl 0.5% uitgewasschen. — Bij afleiding van verschillende plaatsen electromotorisch onwerkzaam.

Met *kali causticum* van 7% gedrenkt lederschijfje ge-

durende den tijd van 3 secunden op het rechter eindvlak der pees geappliceerd. Onmiddellijk daarna:

9^h 15′ EK = 215 Cpgr (stroom in de pees van rechts naar links); 9^h 16′ = 140 Cpgr; 9^h 17′ = 111. Met nieuwe kleipunten afgeleid: 9^h 18′ = 68 Cpgr; 9^h 19′ = 52 Cpgr; 9^h 20′ = 40.

Nieuw met kali 7°/₀ gedrenkt lederschijfje rechts geplaatst. Blijft gedurende de volgende minuten liggen: 9^h 21′ EK = 236 Cpgr; 22′ = 251; 23′ = 256. Schijfje weggenomen: 24′ = 252 Cpgr; 25′ = 233; 26′ = 216; 27′ = 200; 28 = 190.

6) Ander stuk van dezelfde pees: geeft met een droppel *kali causticum* van 7°/₀ EK van 225 Cpgr, die aanvankelijk snel, daarna langzaam afneemt.

7) Stuk pees, 20 uren in NaCl 0.5 uitgewasschen, 20 mm. lang, ca 7 mm. hoog en breed. Een droppel *acid. aceticum* van 10°/₀ op de rechter eindvlakte: onmiddellijk sterke stroom, in het praeparaat van rechts naar links gericht. EK aanvankelijk snel, dan langzaam stijgende, bereikt binnen ½ minuut 192 Cpgr, daalt daarop binnen 2 minuten allengs op 75 Cpgr, in de volgende beide minuten verder op 40 Cpgr.

8) Ander stuk derzelfde pees, van gelijke dimensies. — Na het opbrengen van een met *acid. aceticum* van 10°/₀ bevochtigd lederschijfje: EK = 150 Cpgr, in de volgende minuten achtereenvolgens dalende op 146, 143, 141, 139 Cgr. Richting der kracht als in proef 7.

9) Stuk pees van ongeveer dezelfde dimensies als het vorige, 3 dagen lang in NaCl 0.5°/₀ uitgewasschen. Lederschijfje met *ac. aceticum* van 10°/₀: EK = ca 140 Cpgr, daalt in de volgende 5 minuten, eerst snel dan langzamer, tot op ca 40 Cpgr. — Richting van den stroom als vroeger.

10 Stuk pees als in proef 9. — Lederschijfje met

ac. aceticum van 1°/₀: EK stijgt binnen ½′ op ongeveer 170 Cpgr; daarna allengs verminderende. — Electroden direct met elkander verbonden: EK nagenoeg = 0.

11) Praeparaat als in proef 7. — Na het bevochtigen rechts met 1 druppel HCl van 8°/₀ onmiddellijk sterke stroom, in het praeparaat van rechts naar links. EK stijgt binnen ca ½′ op 155 Cpgr, 10′ later 120 Cpgr, bestendig afnemende.

12) Stuk pees als in proef 7. — Rechts een droppel *acid. nitricum purum:* onmiddellijk onder sterke inkrimping der bevochtigde plaats sterke stroom van links naar rechts in het praeparaat, die echter binnen minder dan 1′ plaats maakt voor een stroom van rechts naar links, terwijl de pees van rechts naar links allengs doorschijnend wordt. Reeds weinige minuten later is de EK op 130 Cpgr geklommen. Vier minuten later EK = 85 Cpgr.

13) Praeparaat als het vorige. — Een druppel *acidum nitricum purum* rechts: sterke stroom van links naar rechts (in de pees), die zeer snel weder afneemt en plaats maakt voor een stroom in tegenovergestelde richting. Reeds na 1′ EK van laatstgenoemden stroom tusschen 20 en 25 Cpgr, aan het eind der tweede minuut 85 Cpgr, der vijfde minuut 112 Cpgr, der zesde 110, der zevende 109 Cpgr.

14) Praeparaat als het vorige. — Een druppel *acidum nitricum purum* rechts: in de eerste oogenblikken sterke stroom van links naar rechts, spoedig plaats makende voor een stroom van rechts naar links. Na 5′ EK = 70 Cpgr; 2′ later 75 Cpgr. Daarna allengsche verzwakking.

A′. *Proeven op gekookt bindweefsel.*

15) Pees, sedert 24^h in NaCl 0.5°/₀ uitgewasschen. Daarna ½′ in NaCl 0.5°/₀ gekookt: het stuk wordt korter, dikker, doorschijnend en verliest daarbij grootendeels zijn

dubbelbrekend vermogen. — Na afkoeling van verschillende plaatsen afgeleid: EK = 0. — Twee druppels *kali causticum* van 35°/₀ rechts geappliceerd: stroom van rechts naar links. EK aanvankelijk ongeveer 45 Cpgr, daalt binnen 1′ op nagenoeg 0, stijgt daarna allengs weder een weinig, om later op nieuw af te nemen.

16) *Perichondrium* van het schouderblad van eene koe; $^1/_4{}^h$ lang in NaCl 0.5°/₀ gekookt, daarna 5 dagen lang in NaCl 0.5 °/₀ uitgewasschen. Strookje van 15 mm. lengte, 1 mm. dikte en 6 mm. breedte, doorschijnend, zeer uitrekbaar, nauwelijks nog dubbelbrekend. Afgeleid van verschillende plaatsen: EK = 0. Rechts een druppel *natron causticum concentratum*. Zwakke stroom in het praeparaat van rechts naar links, EK = ca 15 Cpgr. Binnen weinige minuten = 0.

Tweemalen herhaald met hetzelfde resultaat.

B. *Proeven op huid* (cutis + epidermis).

17) Gedroogd stuk huid van den bovenarm van een mensch, 15 mm. lang, 10 mm. breed, 1 mm. dik, eenige uren lang in NaCl 0.5°/₀ uitgewasschen. Afgeleid van boven- en ondervlakte: EK nagenoeg = 0. Op de *ondervlakte* (cutis) een druppel *kali causticum* van 35°/₀ geplaatst: onmiddellijk sterke stroom, in de huid gericht van onderen naar boven. EK op het einde der eerste halve minuut = 255 Cpgr, der 2de minuut = 380 Cpgr, der 3de = 419, der 4de = 433, der 9de = 423, der 10de = 417.

18) Praeparaat als het vorige. Een droppel *acidum nitricum purum* op de *ondervlakte* (cutis): deze wordt eerst eenige oogenblikken positief, daarna op den duur negatief. EK na ½′ reeds 80 Cpgr, 1½′ later 125 Cpgr, bereikt op het eind der 4e minuut als maximum 136 Cpgr en

daalt dan langzamerhand (binnen 2′) op 130, de daarop volgende minuut op 121 Cpgr enz.

19) Praeparaat als het vorige. — Op zich zelf onwerkzaam. Een druppel *kali causticum* van 35°/₀, op de *bovenvlakte* (epidermis) gebracht. Onmiddellijk stroom, in de huid van boven naar onderen gericht. EK na ½′ reeds op 370 Cpgr, stijgt binnen 10′ op ca 1020 Cpgr, om daarna langzaam weder af te nemen.

20) Praeparaat als het vorige, op dezelfde wijze behandeld; stroom in dezelfde richting; EK, na 1½′ op 375 Cpgr, stijgt binnen 10′ op 910 Cpgr, daalt daarna binnen 4′ weder op 882 Cpgr, enz.

C; *Proeven op spierweefsel.*

21) Buikspieren van een groote Rana esculenta, $\frac{1}{2}^h$ lang in water op 80—88° C verhit; daarna 2^h lang in NaCl 0.5°/₀ uitgewasschen. Na bekoeling van verschillende plaatsen afgeleid: EK = 0.

Rechts één druppel *Kali causticum* van 35°: onmiddellijk sterke stroom, in het praeparaat van rechts naar links. EK aanvankelijk ca 230 Cpgr, daalt binnen 5′ op 160 Cpgr, en zinkt dan verder.

D. *Proeven op hyalien kraakbeenweefsel.*

22) Schouderbladkraakbeen van eene koe. Strookjes van 15—20 mm. lengte, 5—6 mm. breedte, 0.5—08 mm. dikte, $\frac{1}{4}^h$ lang in NaCl van 0.5°/₀ gekookt, daarna 5 dagen in hetzelfde vocht uitgewasschen. Vorm, dimensies, optische en mechanische eigenschappen der strookjes zijn hierdoor niet merkbaar gewijzigd. De intercellulaire stof, vooral in de zoogen. capsulae nog sterk dubbelbrekend.

Strookje op zich zelf niet electromotorisch werkzaam. Na het opbrengen van een druppel geconcentreerde solutie

van *natron causticum* rechts, in het eerste oogenblik sterke stroom van links naar rechts in het praeparaat, onmiddellijk plaats makende voor een stroom in omgekeerde richting, waarvan de EK binnen ongeveer ½ minuut op ca 450 Cpgr klimt. De kracht houdt zich verscheidene minuten op deze hoogte, om daarna zeer langzaam te dalen. Na afleiding met nieuwe kleipunten op dezelfde plaatsen worden nagenoeg dezelfde waarden der EK gevonden: 360—390 Cpgr. Vijf malen herhaald met hetzelfde resultaat.

De grootste waarden der EK, in deze vijf gevallen gemeten, bedroegen respectievelijk ca 430, 400, 390, 350, 340 Cpgr.

E. *Proeven op gelatineplaatjes.*

23) Gelatineplaatje, 15 mm. lang, 10 mm. breed, 1 mm. lang eenige uren in NaCl 0.5°/₀ laten liggen. Van verschillende plaatsen afgeleid: geen stroomen. Na het opbrengen van een druppel *acidum nitricum purum* aanvankelijk geringe positiviteit der zure plaats, daarna geringe negativiteit; EK blijft *beneden* 5 Cpgr.

24) Praeparaat als het vorige. Na bevochtiging met een druppel *kali causticum* van 35°/₀ aanvankelijk geringe negativiteit der alkalische plaats, spoedig afnemende tot nul.

F. *Proeven op gekookt kippeneiwit.*

25) Prisma van gekookt kippeneiwit, 15 mm. lang, 5 breed en hoog, 3^h lang in NaCl 0.5°/₀ uitgewasschen. Bij het opbrengen van een druppel *kali causticum* van 35°/₀ wordt de alkalische plaats voor weinige oogenblikken negatief. EK na weinige secunden = 0; het opbrengen van een nieuwen druppel op dezelfde plaats heeft geen effect.

26) Ander stuk van hetzelfde eiwit, op dezelfde wijze

behandeld. Na inwerking van een druppel *kali* van 35°/₀ kortstondige negativiteit der alkalische plaats. EK na 10″ reeds weder op nul.

G. *Proeven met hout.*

27) Stuk droog lindenhout, 25 mm. lang, 5 mm. dik, 2^h lang in NaCl 0.5° gelegd. — Op verschillende plaatsen afgeleid: geen meetbare stroomen. — Een druppel *kali causticum* van 35°/₀ geeft geen stroomen.

28) Ander stuk van hetzelfde hout, 15 mm. lang, 6 dik, sedert 24^h in NaCl 0.5°/₀. — Na het opbrengen van 1 druppel *kali* van 35°/₀ aanvankelijk zeer geringe positiviteit der alkalische plaats, (EK hoogstens 10 Cpgr); binnen weinige secunden EK = 0.

De stroomen in de voorafgaande proeven na het opbrengen van een indifferent vocht waargenomen, zijn niet voldoende te verklaren uit een der tot dusverre bekende oorzaken van electrische stroomen:

1) Niet uit contact tusschen twee verschillende vloeistoffen: want de weefsels waren vóór inwerking van het zuur of alkali met hetzelfde 1) vocht verzadigd ge-

1) Het kleine verschil in de samenstelling van het vocht, voor en na de imbibitie, dat volgens de bekende proeven van Ludwig en Cloetta moet aangenomen worden, kan hier niet in aanmerking komen. Ook de onvermijdelijke variaties in de concentratie van het afleidend vocht, waarmede de kleipunten gedrenkt zijn, hebben geen duidelijken invloed op de verschijnselen. Vergelijk omtrent het een en ander punt ook de proeven van E. du Bois-Reymond aangaande den invloed der concentratie op de electromotorische kracht van verschillende vloeistofketenen. Ueber die electromotorische Kraft der Nerven und Muskeln. l. c. blz. 462 en volgende.

worden, dat tot afleiding der stroomen aan beide zijden gebezigd werd, in de medegedeelde gevallen keukenzout-oplossing van 0.5°/o. Ook pleit hiertegen het feit, dat de richting der stroomen bij gebruik van opzwelling voortbrengende zuren dezelfde was als bij het gebruik van caustische alkaliën (proef 1—18).

2) Niet uit contact resp. chemische werking tusschen het opzwelling voortbrengend vocht en de vaste weefseldeelen: want de stroomen ontbraken of waren althans veel zwakker, toen ik in plaats van georganiseerde weefsels, stukken gelatine of gekookt eiwit met kali causticum behandelde (proef 23—25). Ja de stroomen hadden zelfs een zeer geringe electromotorische kracht, als, in plaats van normale peezen, zoodanige aan de proef werden onderworpen, die door kortstondig verwarmen tot op circa 70—100° C dikker en korter geworden waren en daarbij haar dubbelbrekend vermogen nagenoeg verloren hadden (proef 15 en 16).

3) Niet uit thermische oorzaken: dit volgt, behalve uit enkele der reeds aangevoerde feiten, voornamelijk uit de aanzienlijke grootte der electromotorische krachten.

4) Niet uit de oorzaak der door Quincke ontdekte diaphragmen-stroomen: en wel omdat de laatste alléén bij het aanwenden van uiterst slecht geleidende vloeistoffen (b. v. zuiver water) waarneembaar zijn, bovendien ook, omdat bij imbibitie van houtstukken met caustische alkaliën, waarbij de mechanische voorwaarden voor het ontstaan van diaphragmenstroomen gegeven zijn, maar geen opzwelling van het weefsel plaats heeft, de stroomen geheel en al of bijna geheel gemist werden. (Proef 27 en 28).

Hoewel er nu buiten twijfel in de meeste der boven beschreven proeven alle sub 1 tot 4, en voornamelijk

de sub 1 en 2 genoemde oorzaken in het spel geweest zijn, moet men toch nog een andere oorzaak tot verklaring der beschreven stroomen aannemen. Deze oorzaak kan, naar ik meen, alléén gezocht worden in het imbibitieproces, in zooverre dit tot de volumenveranderingen der georganiseerde weefseldeeltjes aanleiding geeft. Omtrent den aard van dit verband tusschen imbibitie en electromotorische werking, en de bijzondere wetten, waaraan het gebonden is, dienen nadere onderzoekingen nog meer licht te geven. Het doel van deze mededeeling was voornamelijk, het *bestaan* van zoodanig verband aan te toonen. Hoe onvolkomen ook in veel opzicht het hier bijeengebrachte materiaal wezen moge, en hoe ongaarne ik daarom nu reeds tot de publicatie er van overga, meen ik dit toch niet langer te moeten uitstellen, aangezien de omstandigheid, dat ondertusschen van een anderen kant 1) hetzelfde onderwerp, hoewel dan ook op eene andere wijze, in behandeling is genomen, mij voorloopig van eene voortzetting mijner proeven doet afzien.

---

1) Grünhagen, Ueber eine neue Art electrischer Ströme. Pflügers Archiv etc. D. VIII, 1874. blz. 573—575. Mijne eigene proeven werden ten deele reeds in 1872 en 1873, ten deele in het voorjaar van 1874 genomen. De resultaten er van heb ik op de jaarlijksche vergadering van het Utrechtsch Genootschap in Juni 1874 medegedeeld.

EEN WOORD OVER HET MECHANISME VAN HET ZUIGEN,

DOOR

F. C. DONDERS.

„Der Unterkieferknochen ist durch die an ihn sich inserirenden Muskeln nahezu in einem Aequilibrium, und zwar derartig in demselben gehalten, dass bei Contraktion einzelner Muskelgruppen die bekannte Drehung um eine Axe erfolgt, welche unterhalb des Gelenkköpfchens durch die Foramina maxillae inferioris interna gehend gedacht ist. Ein vollständiges Gleichgewicht ist jedoch nicht lediglich durch den Tonus der Muskulatur bedingt, und zumal muss aus rationellen Gründen, wie aus experimentell leicht zu gewinnenden Erfahrungen das sonst gelehrte „Aufgehängtsein der mandibula an den Kaumuskeln" ausgeschlossen werden. Während man ohne jede subjective Beschwerde stundenlang den Mund geschlossen halten kann und dabei sicher nicht fühlt, dass ein durch constantes Ziehen angestrengter Temporalmuskel vorhanden, wird das unangenehme Bewusstsein eines solchen Thatbestandes leicht hervorgerufen, wenn man versucht, bei selbst minimal geöffneten Lippen und völlig gleichmässig erschlaffter Muskulatur nur fünf Minuten lang

zu athmen, wobei der Unterkiefer mit schwachem Zug auf die genannten Muskeln wirkt. Ungleich stärker wird natürlich das Gefühl der Anstrengung, oder richtiger der Dehnung im Temporalmuskel, wenn man durch Anhängen auch nur eines geringen Gewichtes den Unterkiefer beschwert.

Selbst bei strengem Vorsatz, die Muskulatur im erschlafften Zustand zu erhalten, tritt schnell Ermüdung ein, kommen unwillkührliche Contractionen des dann länger gedehnten Muskels vor. Ein ferneres stets zu beobachtendes Vorkommniss ist es, dass man sofort, wenn man bei geschlossenem Munde den Unterkiefer vom Oberkiefer entfernen will, die Wangenschleimhaut zu beiden Seiten zwischen die Zahnreihen beider Kiefer sich einstülpen fühlt, und Speichelerguss in den Mund erfolgt. Bei weiterem Oeffnen der Zahnreihen platzen die Lippen mit hörbarem Geräusch auseinander, und die eingestülpte Schleimhautfalte glättet sich wieder. Bei alledem kann die Respiration durch die Nase dauernd erfolgen, ohne dass Aenderung in den beobachteten Umständen eintritt; die Zunge schliesst vollständig den Weg des Luftstromes von dem eigentlich erst künstlich herzustellenden „Cavum oris" ab. — Der hermetische Abschluss der Wandungen, die im gegebenen Falle ein Cavum oris bilden können, vom Respirationswege durch die Zunge erfolgt in der Weise, dass dieselbe, welche bei geöffnetem Munde auf dem Boden der Mundhöhle in transversaler und sagittaler Richtung gerundet lag, etwas mit der Spitze nach vorn und oben geht, sich genau in die durch obere Zahnreihe (oder bei Zahnlücken durch innere Lippenfläche), Processus alveolaris des Oberkiefers und Palatum durum gebildete Höhlung anlegt, die Zungenwurzel sich zu beiden Seiten etwas hebt, an die

hinteren Zähne und die entsprechende Partie der Oberkiefer anpasst. Das einfachste Raisonnement sagt uns, dass nun ohne Dehnung und belästigende Zerrung innerer Muskeln der Mund geschlossen bleiben kann. Die untere Zungenfläche ruht auf dem Rande des Unterkiefers, und wird nunmehr die ganze Zunge selbst nebst ihrer Unterlage vom Luftdruck getragen."

Het bovenstaande zond Dr. Mezger mij ter inzage, onder den titel: *Ueber der Luftdruck als mechanisches Mittel zur Fixation von Unterkiefer gegen Oberkiefer*, met verzoek het ter plaatsing op te zenden, waar het behoorde. Behoudens eene kleine wijziging, waarmede de Heer M. zich vereenigde, verklaarde ik mij daartoe gaarne bereid. Immers de daarin ontwikkelde voorstelling kwam mij juist en alleszins belangrijk voor. Naar aanleiding daarvan werden in het laboratorium nog eenige onderzoekingen gedaan en, met goedvinden van Dr. Mezger, vindt men die hier aan zijne beschouwingen vastgeknoopt.

Terwijl op de gewone wijze de mond gesloten is, laat zich een plat mondstuk, dat door een elastische buis met een manometer verbonden is, tusschen de lippen en de tanden over de tong heenvoeren, tot in de nabijheid van het zachte verhemelte. Gemakkelijker nog gelukt het, wanneer een der boventanden ontbreekt. Daarbij nu overtuigt men zich telkens, dat in de ruimte tusschen de tong, die in de holte der tandkas tegen het harde verhemelte ligt, en het zachte verhemelte, dat over den wortel der tong is uitgespannen, een negative drukking is van 2 tot 4 mm. kwikzilver. Met een gekleurde waterachtige vloeistof wijst de manometer hoogere waarden aan, maar, ook bij kleine dimensies, toch niet

in evenredigheid van het minder specifiek gewicht, een bewijs, dat de zuigende ruimte weinig omvang heeft. De ademhaling gaat daarbij regelmatig voort door den neus, zonder direct op den manometer te werken: door, met sluiting van den neus, hoogere in- en uitademingsdrukking voort te brengen, kan men zich hiervan gemakkelijk overtuigen. Men kan verder een naar den vorm der tong gebogen mondstuk langs den wortel der tong dieper invoeren, en zoodoende bepalen, waar de opening van het mondstuk tot in de respiratie-ruimte is doorgedrongen, hetgeen meer naar achteren en beneden is dan men vermoeden zou: hier ligt dus het zachte verhemelte over den wortel der tong naar beneden uitgespannen.

Intusschen vertoont het vocht in den manometer, terwijl het mondstuk zich in de zuigruimte bevindt, kleine respiratie-schommelingen, afhankelijk van de alterneerende in- en uitademingsdrukking op het zachte verhemelte. Sluit men een der neusgaten, dan worden die schommelingen sterker, en nog sterker bij vernauwing ook van het tweede, zonder dat daarom de respiratie-lucht in eenig direct verband treedt met die der zuigruimte.

Ook naar voren is deze zuigruimte geheel afgesloten en wel door de tong. Men kan den mond openen, de lippen en kaken van elkander brengen en men gevoelt duidelijk, dat de tong dan tegen het verhemelte ligt aangezogen. Die zuiging kan men nu willekeurig vermeerderen, wanneer men de tong eerst plat, vervolgens met de punt naar achteren gekruld, terugtrekt; en bij het afrukken doet zich nu een slag hooren, het zoogenoemde *smakken* der tong, afhankelijk van het intreden van lucht in de zuigholte. Strekt zich over de tong een lichaam in die zuigholte uit, dan wordt dit naar achteren ge-

trokken, en is het doorboord, dan kan daardoor vloeistof in de zuigruimte worden opgezogen. De vergrooting der zuigruimte ontstaat door actief terugtrekken van den wortel der tong, merkbaar aan de uitwendige zwelling boven het tongbeen. 't Is de hoofdzaak bij het mechanisme tot zuigen. Men kan daarbij een negatieve drukking van meer dan 100 mm. kwikzilver ontwikkelen 1).

In de tweede plaats kan men het mondstuk tusschen de lippen en tanden *onder* de tong invoeren. Zorgt men daarbij alle verdere spierwerking uit te sluiten, dan wijst de manometer meestal geen verandering aan, — hoogstens bijna onmerkbare negatieve drukking: de waarheid is, dat hier alsdan zoo goed als geen ruimte voorhanden is. De tong sluit aan beide zijden tegen de beide tandkassen het voorste gedeelte der tong, die met haar bovenvlak tegen het harde verhemelte ligt, raakt met haar ondervlak den bodem der mondholte, terwijl de punt en verder de randen zich langs de tanden uitstrekken, tegen welke aan de andere zijde zich de lippen aansluiten. Men kan nu willekeurig de lippen sterker aanzuigen en hoort daarbij, wanneer men ze niet vast op elkander perst, eenige lucht tusschen de lippen indringen. Bij dat aanzuigen wordt het voorste gedeelte der tong naar achteren getrokken. Dan vormt zich werkelijk tusschen de ondervlakte der tong, den bodem der mondholte en de lippen een voorste zuigruimte. Men behoeft zich volstrekt niet de acte van zuiging voor te stellen: het is genoeg, dat men, bij op

---

1) Wil men de inademingsdrukking bepalen langs den mond, dan loopt men, zooals ik vroeger aantoonde, gevaar, onwillekeurig deze zuigkracht in werking te brengen. Men had dientengevolge te hooge cijfers voor de ademhalingsdrukking verkregen. Eerst langs den neus vond ik de ware cijfers, zooals ze, onder anderen, in mijn handboek der physiologie zijn opgenomen.

gewone wijze gesloten mond, willekeurig de tong naar achteren brenge, om de voorste zuigruimte te doen ontstaan en het aanzuigen der lippen te ontwaren. Brengt men de tanden daarbij een weinig van elkander, dan worden de lippen daar tusschen zelfs naar binnen gekruld.

Bij gesloten mond nu ontbreekt onder gewone omstandigheden, zooals wij zagen, de voorste zuigruimte schier geheel. Toch bemerkt men, wanneer men nu de lippen van elkander verwijdert, een klein geluid van de indringende lucht, zoodat zich wegens de adhaesie der lippen een ruimte vormde, vóór ze van elkander weken. 't Gelukt nu verder, na eenige oefening, terwijl men de tong tegen het verhemelte laat liggen (de natuurlijke beweging zou nu het lostrekken van de tong zijn), de onderkaak een weinig naar beneden te trekken, en men hoort dan een tweede geluid bij het breken der adhaesie tusschen de ondervlakte der tong en den bodem der mondholte.

Uit een en ander volgt, dat, bij gesloten mond, de tong door eigen spierwerking meer of minder tegen het verhemelte ligt aangezogen, en dat, evenals de lippen door adhaesie samenkleven, de bodem der mondholte met de geheele onderkaak daaraan door adhaesie kan verbonden zijn. Op deze wijze kan nu, zooals de heer Mezger zeer juist heeft ingezien, de onderkaak gedragen worden. Het is vrij onverschillig, of hierbij de voorste zuigruimte met verdunde lucht bestaat. Zooveel is zeker, dat ze zich vormen zou, bijaldien de adhaesie onvoldoende ware, om de vlakten met elkander in aanraking te houden: 't geldt hier volkomen dezelfde verhouding als bij het dijgewricht, en de door Rose hieromtrent geopperde vraag vindt, naar mijn inzien, op gelijke wijze hare oplossing.

De beide zuigruimten werken onder sommige omstan-

digheden ook gelijktijdig, terwijl ze door de tong gescheiden blijven. Dit komt, onder anderen voor, wanneer men een gelocaliseerde zuiging in het bereik der voorste zuigruimte op het oog heeft. Zoo kan men zuigen aan iederen tand, aan ieder punt van de binnenvlakte der lippen, enz.

Eindelijk werken de beide zuigruimten ook als een geheel. Dit geschiedt bij het gewone tabakrooken en ook gedurende den slaap. Sla ik mij zelven gade bij het ontwaken, dan bemerk ik, dat de tanden niet geheel tegen elkander sluiten, dat zij veeleer rusten op de tong, die met de lippen in aanraking is, en dat deze zoowel als de wangen door de gemeenschappelijke zuigruimte eenigszins naar binnen getrokken zijn. Dit is de werking der tongspieren, voornamelijk van den m. hyoglossus. Deze is het dus, die den mond gedurende den slaap gesloten houdt. Waren de kauwspieren niet verslapt, dan zou de tong in gevaar verkeeren Ik vond, onmiddellijk na het ontwaken, de negatieve drukking in de gemeenschappelijke zuigruimte = 5 tot 7 mm. kwikzilver. — Men kan nu, het mechanisme voortzettende, lippen en wangen samen verder naar binnen zuigen. Dat alvast gedurende den slaap de kaken niet door de kauwspieren gedragen worden, blijkt verder daaruit, dat, in zittende houding, bij het openen van den mond de onderkaak altijd ver naar beneden zakt. Onder die omstandigheid verlaat de tong het verhemelte, de zuigruimte houdt dan op te bestaan, en het zachte verhemelte, niet langer door den wortel der tong aangezogen, zal, zoodra langs den mond geademd wordt, in trilling kunnen geraken en het bekende snorken voortbrengen.

DE ELECTRO-MOTORISCHE VERSCHIJNSELEN DER SPIERZELFSTANDIGHEID VAN HET HART.

DOOR

Th. W. ENGELMANN.

Eerste Stuk.

Een nader onderzoek van de electro-motorische verschijnselen der spierzelfstandigheid van het hart mocht in meer dan één opzicht wenschelijk schijnen.

In de eerste plaats in histio-physiologisch opzicht: met het oog op de electro-motorische werkingen der weefsels in 't algemeen en der contractiele elementen in 't bijzonder.

Nog steeds bepaalt zich het electro-physiologisch onderzoek bijna uitsluitend tot de studie der willekeurig bewegelijke dwars gestreepte spieren en der peripherische zenuwen van gewervelde dieren. Tegenover de ontelbare feiten, hier aan het licht gebracht, verdwijnt nagenoeg hetgeen wij omtrent de electro-motorische werking van andere soorten van weefsel-elementen weten. En toch zal niemand willen betwisten, dat juist een vergelijkend onderzoek ook hier van de grootste waarde moet zijn, vooral waar het de oplossing van de algemeene en daarom gewichtigste vragen geldt, van vragen b. v. als die naar den oorsprong der dierlijke electrische verschijnselen, naar

den samenhang tusschen electro-motorisch vermogen, prikkelbaarheid, geleidingsvermogen en contractiliteit, naar het verband tusschen de electrische verschijnselen en de chemische, thermische en mechanische processen in de levende weefsel-elementen enz. De spierzelfstandigheid van het hart beval zich in de eerste plaats als object voor een vergelijkend electro-physiologisch onderzoek aan, omdat zij overigens in physiologisch opzicht en ook ten aanzien van haren mikroskopischen bouw reeds betrekkelijk goed bekend is. Eveneens mocht het een voordeel heeten, dat zij aan den eenen kant zeer veel overeenkomst, aan den anderen zeer belangrijke verschillen, èn in anatomisch èn in physiologisch opzicht, met de willekeurig bewegelijke dwars gestreepte spieren aanbiedt. Daarbij kwam, dat enkele reeds voorhandene oudere waarnemingen interessante uitkomsten deden verwachten.

In de tweede plaats scheen ook in organo-physiologisch opzicht, met het oog op de verrichtingen van het hart als orgaan, een nader onderzoek der electro-motorische werkingen van zijne spierzelfstandigheid wenschelijk. Want het was wel mogelijk, dat er met behulp der electrische verschijnselen menig nieuw licht omtrent de normale processen van irritatie en beweging, aard en plaatsen der verschillende soorten van innervatie van het hart enz., zoude te verkrijgen zijn.

Het onderzoek werd in het voorjaar van 1873 op mijne uitnoodiging door de Heeren Dr. Nuël uit Luxemburg en Dr. Pekelharing uit Leiden in het Utrechtsch laboratorium begonnen. De uitkomsten, tot in Juni van hetzelfde jaar verkregen, heeft Dr. Nuel 1) in eene nota

---

1) Note sur les phénomènes électriques du coeur. Bulletin de l'Acad. roy. de Belgique 2me, série. XXXVI. No. 9 et 10. 1873.

aan de K. Belgische, en heb ik zelve 1) in 't kort aan de K. Akademie van wetenschappen te Amsterdam medegedeeld. Na het vertrek der beide heeren in den zomer van 1873 werd het onderzoek door mij alléén voortgezet.

In de hier te geven beschrijing heb ik niet streng den weg gevolgd, dien het onderzoek in werkelijkheid doorliep, maar heb de feiten, ten einde ze gemakkelijker te doen overzien, meer systematisch gerangschikt,

---

HOOFDSTUK I.

NORMALE ELECTRISCHE TOESTAND DER OPPERVLAKTE VAN HET HART GEDURENDE DE RUST.

De vraag, of er aan de oppervlakte van het geheel ongedeerde hart in den toestand van rust electrische spanningsverschillen bestaan — zij dient in de eerste plaats te worden beantwoord — is tot nu toe als niet opgelost te beschouwen. Wanneer du Bois-Reymond, de eerste, die zich met dit vraagstuk bezig hield, in het jaar 1849 mededeelt 2), dat hij ook „vom ganz unversehrten Herzen" sterke uitslagen der magneetnaald verkregen heeft, en wanneer in 1855 Kölliker en Heinrich Müller 3) dit bevestigen en er bijvoegen, dat zij ook bij het opleggen van den n. ischiadicus van het

1) Proces-verbaal van de gewone vergadering der afd. Natuurk. Kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. 28 Juni 1873.

2) Untersuchungen über thierische Electricität II. Bd. Erste Abth. 1849. blz. 199.

3) Nachweis der negativen Schwankung des Muskelstroms am natürlich sich contrahirenden Muskel. Verhandl. der physik.-medic. Gesellsch. in Würzburg, Sechster Band. 1856. blz. 528.

physiologisch rheoskoop op het rustende hart meermalen contractie waarnamen, zoo dient men niet te vergeten, dat de toenmalige tijd den stroom-ontwikkelenden invloed van het ontblooten en van andere schijnbaar onschuldige handgrepen nog niet kende: genoemde autoren hadden daarom geen reden, om bij hunne proeven met die uiterste schijnbaar overdrevene voorzichtigheid te werk te gaan, die wij heden, gewaarschuwd door de uitkomsten van den praeexistentie-strijd, verplicht zijn in acht te nemen. En buiten twijfel — dit blijkt uit hetgeen onze schrijvers omtrent de inrichting hunner proeven mededeelen — gingen zij ook niet met die uiterste voorzichtigheid te werk. Wij mogen daarom deze proeven en om dezelfde redenen ook die van Meissner en Cohn 1) voorloopig ter zijde laten.

Niet hetzelfde geldt van de proeven van Donders 2), die onlangs, naar aanleiding zijner onderzoekingen omtrent de werking van den n. vagus op het hart, het denkbeeld opvatte, van het hart tot beslissing van den praeexistentie-strijd partij te trekken. „Indien het geluk-„ken mocht", zegt hij, „onmiddellijk na het openen van „den thorax, terwijl het hartezakje gesloten bleef en, bij „gevolg, noch de lucht, noch eenig vreemd agens in dat „oogenblik de oppervlakte van het hart kon hebben ver-„anderd, bij iedere aanraking der zenuw met het op het „hart rustende pericardium, onafhankelijk van de systo-„len, secondaire contracties op te wekken, dan zou men „gelooven, het feit ten gunste van den rustenden spier-

1) Ueber das electrische Verhalten des thätigen Muskels. Zeitschr. f. rat. Med. III R. XV Bd. 1862. pag. 50 en volg

2) Rustende spierstroom en secundaire contractie, uitgaande van het hart. Onderz. physiol. lab. Utrecht. III. Reeks. I. 1872 blz. 256.

„stroom beslist te hebben." De proeven, door hem op harten van honden en konijnen genomen, leverden intusschen geen uitkomsten, die Donders voor beslissend meende te mogen achten, en hij neemt daarom met de enkelvoudige mededeeling er van genoegen.

Niettemin, dunkt mij, zijn deze proeven niet zonder positieve waarde voor de oplossing van ons vraagstuk. In alle gevallen, met uitzondering van een enkel (konijn 8) blijkt het opvallen van den n. ischiadicus van het kikvorsch-praeparaat op het hart onmiddellijk na het openen van den thorax zonder effect te zijn, hoewel toch in de meeste gevallen de systolen al dadelijk krachtige secundaire contracties opwekten: een bewijs voor de gevoeligheid der kikvorsch-praeparaten. Eerst eenigen tijd na het ontblooten van het hart, en vooral spoedig na verwijdering van het pericardium, placht ook bij het opvallen en ook wel het oplichten der zenuw in de, soms door vagusprikkeling verlengde, pause secundaire contractie te komen. Hier ligt het nu voor de hand om te denken aan eene allengsche ontwikkeling van electrische spanningsverschillen, aan de aanvankelijk isoëlectrische resp. anelectrische oppervlakte van het hart, voortgebracht door de abnormale omstandigheden waaraan het hart blootgesteld was: afkoeling, verdamping, wijzigingen der gaswisseling, ook wel mechanische storingen bij het opleggen en aflichten der zenuw.

Minder waarschijnlijk is, dat er ook een stijgen der gevoeligheid van het kikvorschpraeparaat mede in het spel is geweest. Want elk rheoskoop werd, zooals ik door mondelinge mededeeling weet, juist om reden van afnemende gevoeligheid slechts zeer korten tijd (eenige minuten) gebruikt. Om dezelfde reden dient ook de andere mogelijkheid uitgesloten te worden, dat de zenuw van

het kikvorschpraeparaat bij het opvallen en oplichten door het sluiten en zich openen van haren eigenen stroom zoude geprikkeld zijn. Hiertegen pleit buitendien het feit, dat bij het opvallen der zenuw op een afgesneden stuk van het pericardium de sluitingscontractie uitbleef (konijn 4), voorts, dat in een ander geval (konijn 6, bl. II) sluitingscontractie slechts van de punt van het hart te verkrijgen was.

Het komt mij dus voor, dat de proeven van Donders in de eerste plaats wel is waar niet zeker, maar toch waarschijnlijk maken, dat er aan de oppervlakte van het volkomen ongedeerd rustend hart der onderzochte dieren geene of althans slechts geringe electrische spanningsverschillen bestaan, dat zij in de tweede plaats daarentegen met voldoende zekerheid leeren, dat er gedurende den loop der proef allengs vrij aanzienlijke spanningsverschillen zich ontwikkelen.

Een afdoend antwoord op de eerste vraag, die naar den electrischen toestand der oppervlakte van het volkomen normaal rustend hart, zal men, mijns inziens, van proeven met het physiologisch rheoskoop niet wel mogen verwachten. Het kikvorsch-praeparaat bezit onder die voorwaarden, waaronder het hier in aanwending dient te komen, niet de voldoende gevoeligheid, en wel vooral daarom niet, omdat de aard van het sluiten en openen, als berustende op het in contact brengen resp. het afbreken van het contact van twee vochtige geleiders (zenuw en hartoppervlakte), medebrengt, dat de stroomschommeling, die als prikkel moet werken, een langzaam verloop heeft. Immers, hoe dikwijls mislukt het zelfs, langs dezen weg het bestaan der betrekkelijk groote electromotorische krachten tusschen natuurlijke overlangsche en kunstmatige dwarse doorsnede van versche

spieren van den kikvorsch aan te toonen. In ieder geval zoude de gevoeligheid van het rheoskoop aanzienlijk verhoogd moeten worden, b. v. door uitdrooging der zenuw, wanneer zij in ons geval met die van den spiegelgalvanometer zoude kunnen wedijveren. En deze laatste zoude toch steeds nog dat vooruit hebben, dat hij niet alleèn omtrent het al of niet bestaan, maar ook omtrent richting en grootte der mogelijk voorhanden electro motorische krachten inlichting geeft.

Dit waren dan ook voornamelijk de redenen, waarom ik van het physiologisch rheoskoop afgezien en mij tot galvanometrische waarnemingen bepaald heb.

Mijne proeven, die zich in de eerste plaats om wel te begrijpen redenen tot het kikvorschhart bepalen, waren in de hoofdzaak op de bij dergelijke onderzoekingen gebruikelijke wijze ingericht. Doorgaans werd de gevoeligheid van den galvanometer volgens de methode van Hauy zoodanig verhoogd, dat, zelfs bij overdreven groote weerstanden in den kring der boussole, electro-motorische krachten van 0.0005 Daniell nog uitslagen van eenige schaaldeelen voortbrachten, dus nauwkeurig — volgens de compensatie-methode — konden gemeten worden. Als meetketen diende een cel van Grove, tot compensatie de ronde, in enkele gevallen de lange compensator van du Bois-Reymond.

Het behoeft nauwelijks vermeld te worden, dat bij de praeparatie van het hart iedere directe aanraking er van zorgvuldig vermeden werd. Ook bleef het pericardium in den beginne steeds ongeopend. Aangezien het uiterst dun en onmiddellijk tegen de oppervlakte van het hart gelegen is — slechts in zeldzame gevallen vond ik tegelijk met hydropische zwelling van andere lymphruimten (buikholte, lymph-zakken der huid) eene merk-

bare hoeveelheid vocht in het hartezakje — komt het niet als verzwakkende nevensluiting in aanmerking. Ook de eigene electro-motorische werking, die bij den kikvorsch aan het inwendige bekleedende trilhaar epithelium vermoedelijk moet worden toegeschreven, mag verwaarloosd worden; want deze werking mag op alle plaatsen zonder fout als gelijk worden ondersteld. Buitendien vond ik in eene opzettelijk daartoe gedane reeks van proeven onmiddellijk, d. i. in de eerste minuut, ook wel later, na verwijdering van het pericardium, den electrischen toestand der oppervlakte van het hart onveranderd. Bij eenige oefening gelukt het, het hart uit de holte te verwijderen, zonder het pericardium te openen. De meeste zorg eischt het lospraepareeren der lever van de achter- en ondervlakte van het hartezakje. Ten einde de stroomen van de oppervlakte te kunnen afleiden, werd het hart, na het bloed te hebben laten afloopen, voorzichtig op eene glazen of kurken plaat in de groote vochtige kamer geplaatst.

Niet minder zorg moet aan het gereed maken en vooral aan het aanzetten der afleidende electroden besteed worden. Wat het eerste punt betreft, zoo kunnen kleine wijzigingen in de samenstelling van het afleidend vocht de electrische eigenschappen der kameroppervlakte zeer opmerkelijk wijzigen. Als betrekkelijk indifferent verdient, naast bloedserum, keukenzoutsolutie van 0.6—1°/₀ de voorkeur boven andere afleidende vochten. Soluties van minder dan ongeveer 0.4°/₀ doen de afgeleide plaats merkbaar negatief worden, des te sterker hoe verdunder zij zijn. Sterkere oplossingen werken in tegenovergestelden zin, doch stijgt de positiviteit slechts langzaam met de concentratie.

Aangaande het tweede punt, zoo dient het aanleggen der electroden zoo zacht mogelijk te geschieden: de minste stoot of drukking, op de hartoppervlakte uitgeoefend,

maakt deze ter betreffender plaatse voor eenigen tijd negatief (zie later). Op deze omstandigheid moet vooral zeer gelet worden in proeven, waar het hart nog kloppend tusschen de electroden ligt. Kleipunten en hart dienen daarom altijd nog door eene al is het ook maar capillaire laag vloeistof, hetzij keukenzout van 1°/₀ of bloedserum, van elkander gescheiden te blijven. Voorzichtigheidshalve werden de kleipunten, door de klei met zeer veel vocht te kneden, week gemaakt of ook door middel van een kort, met verdund keukenzout of serum gedrenkt, in de kleipunt bevestigd, stukje boomwol afgeleid.

Om de beide zoo even vermelde omstandigheden, dienen verder nog de twee electroden zoo gelijktijdig mogelijk op het hart te worden geplaatst. Werd de eene slechts $^1/_4$—$^1/_2$ min. later dan de andere aangezet, dan bleek de eerst aangeraakte plaats in den beginne meestal merkbaar negatief tegenover de tweede te zijn. De kracht dier „Ungleichzeitigkeitsströme" bereikte intusschen, bij overigens voorzichtig opereeren, zelden de hoogte van 0.001 D.

Het kwam er nu in de eerste plaats op aan, den electrischen toestand der oppervlakte van het normaal kloppend hart in de pause tusschen twee systolen te leeren kennen. Hierbij waren twee waarnemers werkzaam. De éène sloeg het hart gade en sloot telkens zoodra de kamer volkomen verslapt was door indompelen van een geamalgameerde koperpunt in kwik, den galvanometerkring. Kort voor het begin der volgende systole werd weder geopend. De tweede waarnemer lette op den stand van het schaalbeeld en trachtte, in geval er uitslagen kwamen, deze, door den stand van den compensator telkens tusschen twee proeven te veranderen, allengs te compenseeren en zoodoende de kracht der stroomen te meten.

Deze methode is bij het kikvorschhart, zooals alge-

meen bij harten, waarvan de pause allicht ½ sec. en langer bedraagt, gemakkelijk uitvoerbaar en nauwkeurig genoeg. Wel is waar, wordt hare gevoeligheid benadeeld door den korten duur der stroomsluiting in verband met de traagheid van den magneetspiegel. Intusschen was zij in mijne proeven nog zoo groot, dat spanningsverschillen van slechts 0.001 D. zeer gemakkelijk konden opgemerkt worden. Dit bleek uit de uitslagen, die verkregen werden, wanneer, bij overigens onveranderden toestand van den kring, door verplaatsing van het bewegelijk contact van den compensator de kracht van den compenseerenden stroom om waarden van 0.001 D. gevariëerd werd.

Bij inachtneming nu van deze voorzorgsmaatregelen werden, in de eerste minuten na verwijdering van het hart uit het lichaam, aan de oppervlakte der hartekamer óf geene óf slechts zeer geringe spanningsverschillen gevonden. In het laatste geval was dikwijls de punt, in strijd met de opgaven der vroegere waarnemers, zwak positief tegenover de basis en andere plaatsen: dit werd o. a. dikwijls waargenomen in een lange reeks van proeven, die in Mei en Juni 1873 op krachtige exemplaren van Rana temporaria en esculenta genomen werden. De grootste spanningsverschillen werden steeds tusschen basis en punt der kamer gevonden; zij bereikten intusschen zelden de hoogte van 0.001 D. De kracht verminderde in 't algemeen naar gelang men bij onveranderde afleiding van de punt de andere electrode van de basis tot de punt deed naderen. In de maanden December 1873 tot Maart 1874 vond ik in talrijke proeven slechts bij uitzondering positiviteit der punt. In den regel ontbraken spanningsvergeheel en al 1), of was de punt zeer zwak negatief tegen-

1) Krachten beneden 0.0005 D. worden hierbij verwaarloosd.

over de overige oppervlakte. De grootste kracht, die bijna nooit 0.001 D. bereikte, werd gewoonlijk tusschen punt en ongeveer het midden der kameroppervlakte gevonden. De basis der kamer verhield zich tegenover de punt iets minder positief.

Volkomen dezelfde resultaten — onwerkzaamheid of uiterst geringe spanningsverschillen — leverden proeven op kikvorschharten, die door een ligatuur of eene doorsnede aan de grens van den veneusen sinus tot rust waren gebracht. Aangezien deze rust dikwijls eene reeks van minuten aanhoudt, is hier de waarneming veel gemakkelijker (er is slechts één waarnemer noodig), nauwkeuriger (wegens den langeren duur van sluiting) en bestaat er minder gevaar voor mechanische beleediging der kameroppervlakte door aanraking met de electroden (wegens ontbreken der pulsatiën). Met behulp van spitse kleipunten kon de electrische toestand van zeer talrijke plaatsen vergeleken worden.

Te vergeefs zocht ik intusschen naar plaatsen van eenigszins grooter en constant gericht spanningsverschil. Zelfs atrium en kamer, bulbus arteriosus en kamer, of atrium en bulbus arteriosus verhielden zich in den regel volkomen indifferent tegenover elkander, en zoo er stroomen verkregen werden, waren deze uiterst zwak en inconstant van richting.

Ook in den diastolischen stilstand, die intreedt na vergiftiging met *Muscarine*, werden — behoudens voorzichtig praepareeren — in den allereersten tijd geene of slechts uiterst zwakke, niet constant gerichte stroomen bij afleiding van de meest verschillende plaatsen der kamer gevonden. De vergiftiging geschiedde door inspuiting van eene tot onderdrukking der pulsatiën even voldoende hoeveelheid eener waterachtige oplossing van zoutzure Muscarine in de vena abdominalis van den

zwak gecurariseerden kikvorsch. De hartekamer trok zich dan op mechanische, chemische of electrische prikkeling hetzij van hare eigen wanden, hetzij van de voorkamer nog snel en krachtig samen. Grootere giften moeten vermeden worden, omdat zij én de prikkelbaarheid én het vermogen der spiervezelen, om electrische werkingen uit te oefenen, doen afnemen en eindelijk vernietigen.

Theoretische opmerkingen. Bouw der kamerspier.

De gevolgtrekking, die wij uit deze proeven afleiden, luidt: *dat aan de oppervlakte van de volkomen normale rustende hartekamer van den kikvorsch in 't algemeen geen electrische spanningsverschillen aanwezig zijn.* De soms gevonden verschillen verwaarloozen wij voorloopig wegens hunne uiterst geringe grootte.

Volgens de hypothese van Hermann was ons resultaat te wachten. Maar ook — hetgeen niet van zelf spreekt — met de moleculair-hypothese strookt het volkomen, zonder dat men zelfs noodig heeft „parelectronomie" te hulp te roepen. Dit blijkt, wanneer men de rangschikking en de verbindingswijze der dwars gestreepte vezelcellen van het hart nagaat. Aangezien er omtrent dit punt tot dusverre bij den kikvorsch geen onderzoekingen gedaan zijn, heb ik zelve getracht in deze leemte te voorzien. Van de resultaten van dit onderzoek is het voldoende hier het volgende mede te deelen.

De geheele buitenvlakte der kamerspier, de punt er in begrepen, wordt begrensd door natuurlijke overlangsche doorsneden der cellen. Verreweg de meeste cellen der buitenste laag loopen volkomen evenwijdig aan de oppervlakte, tangentiaal. Nergens ontspringen

of eindigen er cellen. De schijn hiervan kan ontstaan, doordien vezelen van de buitenste laag naar binnen in den kamerwand ombuigen. Dit heeft vooral aan de punt, in relatief mindere mate ook op de overige oppervlakte plaats. Zelfs aan de basis en aan den oorsprong van den bulbus arteriosus mocht het mij niet gelukken met zekerheid vezelen te zien eindigen. In elk geval verloopen ook hier verreweg de meeste cellen, althans die der oppervlakkige lagen, evenwijdig aan het vlak der basis. Buiten buigen zij naar de oppervlakte, binnen naar de binnenvlakte van de kamer om. Ook van het endocardium zag ik nergens vezelen ontspringen. Ja ik betwijfel zelfs zeer sterk, of er ergens in de kamer van een waren oorsprong van vezelen gesproken mag worden. Want aan de, meestal vrij spitse uiteinden van iedere cel voegen zich onmiddellijk, zonder meetbare tusschenruimte, andere cellen aan. Meetbare tusschenruimten ontstaan hier eerst bij kunstmatige isolatie der cellen, b. v. door maceratie in kali van 35%, salpeterzuur of zoutzuur, verdund azijnzuur, jodserum, enz., ook wel bij het spontane afsterven. De cellen zijn door onderling contact adhaesie, tot vertakte bundels of balken vereenigd, die allen, eveneens door onmiddellijk contact der dwars gestreepte stof, onderling samenhangen. Tusschen vele bundels dringen van de binnenvlakte der kamer capillaire, spleetvormige, met endothelium bekleede voortzettingen der kamerholte in, die op vele plaatsen tot op slechts ongeveer 0.02 mm. afstand van de buitenvlakte van den kamerwand reiken, gedurende de diastole zich met bloed uit de kamerholte vullen en buiten twijfel voor de voeding der kamerspier de rol van echte capillaria spelen.

De geheele kamerspier verhoudt zich dus ongeveer als een samenhangende sponsachtige massa van contractiele stof,

waarvan de balken op de buitenvlakte tot een compacte laag zijn samengesmolten. Aan de oppervlakte van iederen balk — en dit is voor het physiologisch vraagstuk, dat ons op het oogenblik bezig houdt, van cardinale beteekenis — staan alle dwarse strepen of schijfjes loodrecht op deze oppervlakte, en in 't algemeen geldt dit ook voor de spierzelfstandigheid binnen in de balken. Intusschen komen er op de plaatsen van verdeeling kleine afwijkingen voor.

Men ziet terstond in, dat van de oppervlakte van eene zoodanig gebouwde spiermassa, wanneer zij op dezelfde wijze als die der dwars gestreepte willekeurig bewegelijke spieren uit regelmatig gerangschikte electromotorische moleculen samengesteld gedacht wordt, geen merkbare stroomen zullen kunnen afgeleid worden. Dit zal eerst kunnen gebeuren, wanneer de gemiddelde electro-motorische kracht der moleculen op plaatsen van makroskopische uitgestrektheid begint te verschillen, b. v. bij het afsterven der oppervlakkige lagen. In het volgend hoofdstuk zullen wij met dergelijke gevallen nader kennis maken.

Waarnemingen op het hart van andere diersoorten.

Evenals bij den kikvorsch (Rana temporaria en esculenta) en met inachtneming der boven vermelde cautelen vond ik de kameroppervlakte gedurende de rust electro-motorisch onwerkzaam of althans nagenoeg zonder stroomen, bij:

1. *Anguilla fluviatilis* (2 exemplaren van 45 en 51 ctm. lengte).
2. *Tinca chrysitis* (3 exempl. van 20 27 en 30 ctm).
3. *Triton cristatus* (1 exempl. van 11.5 ctm.)
4. *Tropidonotus Natrix* (3 exempl. van 60, 76, 85 ctm.)
5. *Testudo graeca* (3 exempl. van 6, 8.5 en 9 ctm. lengte).

6. *Pica caudata* (1 niet geheel volwassen individu).
7. *Cygnus olor* (1 exemplaar, 1 dag oud).
8. *Columba livea* (2 exemplaren).
9. *Mus musculus* (9 volwassene exempl., albinos).
10. *Mus decumanus* (3 volwassene exempl., albinos).
11. *Lepus cuniculus* (6 volwassene exempl.).
12. *Felis domestica* (2 exempl., 14 dagen oud).

Bij de sub 1—6 genoemde dieren kon, wegens den betrekkelijk langen duur der pauzen, het onderzoek reeds onmiddellijk na verwijdering van het hart uit het lichaam op de met nog nagenoeg normale frequentie kloppende kamer verricht worden. Bij de overige, die allen door decapitatie gedood werden, wachtte ik tot dat het hart geheel stil stond of nog slechts met lange tusschenpoozen zich samentrok.

In alle gevallen moest met de uiterste voorzichtigheid te werk gegaan worden. Want algemeen (het sterkst sprak dit, naar mij voorkwam, bij de warmbloedige dieren) veranderde de electrische toestand der oppervlakte bij de geringste mechanische beleediging, b. v. drukking, onmiddellijk zeer merkbaar, althans op de direct beleedigde plaats. Verder moet ook zoo spoedig mogelijk onderzocht worden; want binnen korten tijd na het ontblooten ontwikkelden zich soms, ook zonder dat er iets aan het hart gedaan werd, belangrijke spanningsverschillen aan de kameroppervlakte.

Steeds werden zoo snel mogelijk achtereen met elkander vergeleken: punt en basis (meestal op verschillende plaatsen), punt en midden der voor- en achtervlakte en der beide zijdenvlakten der enkelvoudige, resp. der beide kamers. Wel is waar, ontbraken nu stroomen nooit geheel en al; maar in den regel was de kracht er van zoo klein, dat zij nauwelijks gemeten kon worden, en was ook de richting niet constant.

Uitdrukkelijk dient opgemerkt te worden, dat de punt, althans in den eersten tijd, zich nooit aanmerkelijk negatief tegenover de kameroppervlakte en de basis verhield. Niet zelden werd zij zelfs zwak positief gevonden, o. a. in 4 gevallen bij Mus musculus, 2 gevallen bij Mus decumanus, 2 bij Lepus cuniculus. De krachten bleven intusschen beneden 0.001 D.

Bijzondere belangstelling wekte het hart van Testudo, wiens punt door een dun bindweefselvlies aan de binnenvlakte van het hartezakje vastgehecht is. Men kon meenen, hier met een soort van natuurlijke dwarse doorsnede der spiervezelen van de punt der kamer te doen te hebben. Hoewel ik nu inderdaad, niettegenstaande de meest voorzichtige praeparatie (het geheele pericardium bleef met de punt samenhangen) en onmiddellijk verricht onderzoek in de drie waargenomen gevallen duidelijke negativiteit der punt tegenover het midden der kamer vond, hecht ik daaraan geen waarde, omdat de electromotorische krachten al wederom uiterst gering, beneden 0.001 D, waren. Bij mikroskopisch onderzoek kon ik mij niet met zekerheid van het eindigen van spiervezelen aan genoemd vlies overtuigen.

In het ontbreken van duidelijke negativiteit der basis van het zoogdierhart — want slechts bij uitzondering werd een geringe graad er van waargenomen — zoude men een voor de moleculair-hypothese minder gunstig feit kunnen meenen te zien, in zooverre men aanneemt, dat vele spiervezelen aan de basis ontspringen, hier dus natuurlijke dwarse doorsnede te zoeken is. Maar, toegestaan zelf, dat zulks het geval is, waarvan ik op grond van mikroskopische waarnemingen niet volkomen overtuigd ben, diende men eerst de wijze van oorsprong der vezelen nauwkeurig te kennen, voordat men tot

eenige gevolgtrekking zou mogen overgaan. Zeer wel immers zou die wijze van oorsprong een zoodanige kunnen zijn, dat de electro-motorisch indifferente toestand van de kameroppervlakte in den omtrek der basis, zelfs zonder parelectronomie te vooronderstellen, met de moleculair-hypothese in overeenstemming ware. Ik heb dit anatomisch onderzoek niet verricht, omdat de tijd en de moeite, die het zoude gekost hebben, in geen geval met de physiologische waarde van zijne uitkomsten in evenredigheid zouden gestaan hebben. De praeëxistentie zoude er noch door bewezen noch wederlegd hebben kunnen worden.

OVER PARALLELLE ROLBEWEGINGEN DER OOGEN

DOOR

Dr. M. E. MULDER.

I. ROLBEWEGING, BIJ ZIJDELINGSCHE OVERHELLING VAN HET HOOFD.

a. *Historisch overzicht.*

Zooals bekend is, leidde Alexander Hueck 1) uit de veranderde richting van de bloedvaatjes der conjunctiva bulbi af, dat het oog, bij neiging van het hoofd naar den rechter of linker schouder, zich in tegenovergestelde richting om zijne lengteas draait, zoodanig, dat de verticale meridiaan verticaal zou blijven.

Hij beschrijft zijne bevinding ongeveer op de volgende wijze 2).

Men late iemand een in de kamer zich bevindend voorwerp fixeeren, dat op gelijke hoogte als zijne oogen geplaatst is, en neme hierbij nauwkeurig de ligging waar van een bloedvaatje in de conjuctiva bulbi, tegenover een vast punt, b.v. in het rechter oog den rechter buitenooghoek.

Laat men hem thans, bij onveranderde fixatie, het hoofd rechts neigen (zonder dat hij het gezicht ter zijde

---

1) Alexander Hueck. Die Axendrehung des Auges. Dorpat. 1838.

2) Ibid. pag. 17.

wendt of zich te veel naar die zijde verplaatst), dan ziet men het bloedvaatje naar boven gaan en tot het bovenooglid naderen.

Wordt het hoofd nu weer rechtop gebracht, dan herneemt het vat zijne vorige plaats, om bij neiging van het hoofd naar de andere zijde dichter bij het onderste ooglid te komen. Dit herhaalt zich steeds, wanneer het hoofd ter zijde geneigd wordt en wel telkens in gelijke mate.

Recht duidelijk wordt het, wanneer men in een spiegel zijn eigen oog waarneemt. Beweegt men dan het hoofd snel heen en weer, dan heeft het den schijn, als stond de oogbol vast en draaide het hoofd om den bulbus, zooals dan ook, volgens Hueck, werkelijk het geval zou zijn. De grootte van deze draaiing schatte hij naar elke zijde op ongeveer 25 of 27 graden.

Neigt men echter het hoofd meer dan 25°, dan kan de verticale meridiaan niet langer verticaal blijven, en het oog volgt nu, door eene snelle draaiing om de gezichtsas, de beweging van het hoofd en herneemt dezelfde plaats in de orbita, die het bij den verticalen stand van het hoofd had. Beweegt men het hoofd nu nog verder, dan blijft het oog weer een tijdlang stilstaan, om eerst na eene zekere draaiing van het hoofd weer ruksgewijze te volgen.

De voorstelling van Hueck was niet geheel nieuw. Reeds in de vorige eeuw had John Hunter 1) ongeveer hetzelfde beweerd, doch diens mededeeling schijnt weinig de aandacht getrokken te hebben, zoodat wij ze zelfs in het werk van Hueck niet vermeld vinden.

---

1) The use of the oblique muscles, — te vinden in „Observations on certain parts of the animal oeconomy. London 1837, pag. 274,

Niet lang echter zou deze meening onaangetast blijven. Aanvankelijk aangenomen door Tourtual 1), Burow 2), Valentin 3), Krause 4) en Volkmann 5), welke laatste de rolling om de gezichtsas duidelijk meende waar te nemen bij personen, op wier iris gemakkelijk te onderscheiden plekjes zich bevonden, werd ze weldra bestreden door denzelfden Tourtual 6), die haar vroeger verdedigd had en door Ruete 7), totdat zij door de onderzoekingen van prof. Donders 8), die de methode der nabeelden volgde, voor goed werd ter zijde gesteld.

Laatstgenoemde toonde aan, dat het nabeeld van een verticalen band, zelfs bij de minste neiging van het hoofd, die beweging meemaakt, waarin ligt opgesloten, dat de verticale meridiaan, bij neiging van het hoofd naar den rechter of linker schouder, onmiddellijk zijn verticalen stand verliest, en dat, bij gevolg, de voorstelling van Hueck niet juist zijn kan 9). Den grond der dwa-

---

1) Müller's Archiv. 1840. pag. 55.

2) Burow. Beiträge für Physiol. und Physik des menschlichen Auges. 1841. pag. 8.

3) Repertorium. 1842. pag. 407. Lehrbuch der Physiol. II pag. 332.

4) Krause. Handb. der menschl. Anatomie. pag. 550.

5) Volkmann. Artikel Sehen. Wagner's Handwörterb. pag. 273.

6) Müller's Archiv. 1846. pag. 365.

7) Ruete. Lehrb. der Ophthalmologie. 1845. pag 14.

Das Ophthalmotrop. 1846. pag. 9.

8) Donders. Ned. Lancet. 1846—1847. pag. 110 s.s.

Holländische Beiträge zu den anatom. und physiol. Wissenschaften. 1846. pag. 117. s.s.

9) Wanneer men tegen een witten of grijzen wand een helder gekleurd lint ophangt en eenigen tijd, bij rustige houding van het hoofd, fixeert, dan blijft, als het lint plotseling wordt weggetrokken, in plaats daarvan een nabeeld over, dat de complementaire kleur heeft van het lint. Beweegt men thans het hoofd

ling van Hueck meende hij daarin te vinden, dat bij de gevolgde wijze van proefneming de gezichtslijn ten opzichte van het hoofd van richting verandert, waardoor ten gevolge van de plaatsverandering der conjunctivaalvaten, een rolbeweging gesimuleerd wordt. Ze zou dan ook niet worden waargenomen, wanneer het oog zich zelf gadeslaat in een spiegeltje, dat bevestigd is aan een tusschen de tanden geklemde staaf, waardoor het spiegeltje de beweging van het hoofd meemaakt, of wanneer een ver afgelegen voorwerp gefixeerd wordt, omdat dan de gezichtsas, bij zijdelingsche neiging van het hoofd, bijna niet van richting behoeft te veranderen.

Zoo scheen dan voor goed de theorie van Hueck gevallen. Eerst 25 jaren later zou blijken, dat hij niet geheel onrecht had.

Javal 1), namelijk, had bij sterke astigmatici opgemerkt, dat de houding van het hoofd niet zonder invloed is op de correctie met cylinderglazen, en dat, zoo hij bij rechtstandig hoofd aan de as van het cylinderglas de juiste richting had gegeven, deze bij neiging van het hoofd naar den rechter of linker schouder een weinig moest veranderd worden, en wel zoodanig als overeenkwam met eene rolbeweging van het oog in tegenovergestelde richting.

---

naar den rechter of linker schouder, dan moet, zoo het oog de beweging van het hoofd volgt, het nabeeld zich insgelijks bewegen, in het tegenovergestelde geval blijven stilstaan: het nabeeld toch, dat ontstaat door eene nablijvende werking op dat gedeelte van het netvlies, waarop het beeld van het gefixeerde lint was ontworpen, blijft steeds de beweging van het netvlies, dus van het geheele oog, volgen en geeft zoodoende, in betrekking tot een verticale lijn, de absolute beweging van het oog aan.

1) Traité théorique et pratique des maladies des yeux, par L. Wecker. Paris 1866. Tome II. pag. 815.

Hieruit besloot Javal, dat Hueck in werkelijkheid gelijk had, en dat de methode der nabeelden geen vertrouwen verdiende.

Ook nog op eene andere wijze trachtte Javal het bestaan der rolbeweging te bewijzen.

Op een brillenglas kleefde hij een haar vast in de richting van twee kleine vlekjes op de iris. Nam hij nu zichzelf waar in een spiegel en neigde hij het hoofd naar rechts of links, dan zag hij, dat het haar niet parallel bleef aan de vlekjes.

Intusschen bleek het weldra, dat Javal zich wel niet in de waarneming had vergist, maar daaraan een te uitgestrekte beteekenis had gegeven. Na de onderzoekingen toch van Donders, waardoor bewezen was, dat de verticale meridiaan van het oog reeds bij de minste zijdelingsche neiging van het hoofd eveneens van richting veranderde, konden Javal's waarnemingen hoogstens bewijzen, dat het oog die beweging niet geheel meemaakte, maar voor een gedeelte terugbleef.

Helmholtz 1) vatte de ontdekking van Javal dan ook terstond in dien zin op en overtuigde zich met nabeelden, dat, bij neiging van het hoofd, eene geringe rolbeweging in den zin van Hueck werkelijk voorkomt.

'tIs echter, na het te voren medegedeelde, duidelijk, dat dit resultaat geheel iets anders was als Hueck zich voorstelde. Hij onderstelde, zooals ook zijne theorie eischte, eene algeheele compensatie, en zij bepaalt zich, zooals nog nader blijken zal, tot een kleine fractie.

Het bedrag der rolbeweging werd nu verder, onafhankelijk van elkaar, onderzocht door Alexander Skrebitsky en prof. Nagel, door den eerste in het phy-

1) Optique physiologique. Traduite par Emile Javal et Klein. pag. 671.

siologisch labaratorium te Utrecht. Verschillende methoden brachten hen tot gelijke resultaten.

Skrebitsky 1) maakte gebruik van nabeelden. Het toestelletje, waarvan ik hier ter plaatse geen uitvoerige beschrijving kan geven, was zoo ingericht, dat hij telkens, bij rechtstandig hoofd, een nabeeld kon nemen van een verticale roode streep, en daarna, bij neiging van het hoofd naar den rechter of linker schouder, vrij naauwkeurig in graden kon aflezen zoowel de neiging van het hoofd als van het nabeeld. Terwijl het nabeeld nu telkens een mindere sterke neiging vertoonde dan het hoofd, gaf het verschil de draaiing aan, die het oog in tegengestelden zin had uitgevoerd. Het resultaat van zijne onderzoekingen was, dat aan iedere neiging van het hoofd eene bepaalde rolbeweging in tegengestelden zin beantwoordt, en wel ongeveer evenredig aan de neiging van het hoofd toenemende, in de verhouding van 1° op 10°.

In de volgende tabel vinden we de cijfers, zooals die door Skrebitsky zijn aangegeven:

Overhelling van het hoofd. Grenzen.	Gemiddeld.	Rolbeweging, gemiddeld uit 25 waarnemingen.
van 10°—20°	15°	2°
„ 20°—30°	25°	2°.64
„ 30°—40°	35°	4°.16
„ 40°—50°	45°	5°.48
„ 50°—60°	55°	6°.76
„ 60°—70°	65°	7°.72
„ 70°—80°	75°	8°.60

1) Ein Beitrag zur Lehre von den Augenbewegungen. Arch. f. Ophth. B, XVII. Abth. I. pag. 107.
Verslag v. h. Ned. Gasth. v. Ooglijders 1870. pag. 186.

Nagel 1) maakte gebruik van zijn astigmatisme, om de rolbeweging te bepalen. Zooals bekend is, ziet namelijk een astigmaticus van een stralenfiguur, zooals men die het gemakkelijkst kan maken van zwarte lijnen, getrokken op wit papier, slechts die lijnen duidelijk, die met een der hoofdmeridianen van zijn astigmatisme samenvallen.

Bevestigt hij nu zulk een stralenfiguur aan een tusschen de tanden geklemde staaf, en ziet hij b. v., om zich het gemakkelijkste geval te stellen, de verticale lijn het scherpst, dan zal, zoo bij het ter zijde neigen van het hoofd het oog eene draaiing in tegengestelden zin maakt, eene andere lijn het scherpst worden gezien, en de hoek tusschen deze lijn en de oorspronkelijke geeft de werkelijke rolbeweging van het oog voor den verkregen stand aan.

Om de aan elken stand van het hoofd beantwoordende rolbeweging te kennen, behoeft men dus daarbij slechts te weten, hoe ver men het hoofd ter zijde geneigd heeft. Dit bereikte Nagel, door voor het andere oog, in een brillenstel, een zeer sterk cylinderglas te plaatsen, waardoor hij, op een andere, verder verwijderde en vaststaande stralenfiguur, slechts één lijn duidelijk zag, b. v. bij rechtstandig hoofd eveneens de verticale. Daar het glas de beweging van het hoofd volgt, zoo wordt, als men het hoofd ter zijde neigt, van de vaststaande figuur die lijn steeds het duidelijkst gezien, die met de neiging van het hoofd overeenkomt. Op deze wijze op zich zelf experimenteerende, vond Nagel, dat bij hem de rolbeweging ongeveer $1/_6$ bedroeg van de neiging van het hoofd. Nagel's onderzoek strekte zich echter niet verder uit dan tot 50° rechts en 40° links.

---

1) Ueber das Vorkommen von wahren Rollungen des Auges um die Gesichtslinie. Arch. f. Ophth. B. XVII. pag. 237.

Nagel overtuigde zich verder, dat de rolbeweging niet alleen voorkomt bij buiging van den hals, maar dat ze even groot was bij buiging van hals en romp samen, of van den romp alleen, mits slechts de resulteerende neiging van het hoofd dezelfde was. Hieruit leidde hij af, dat de rolbeweging niet aan de werking van bepaalde spiergroepen of aan de draaiing in bepaalde gewrichten gebonden is, maar enkel door den stand van het hoofd bepaald wordt

Bij ligging op den rug is de stand van het oog in de orbita aan dien bij opgerichte houding gelijk. Draaide hij zich nu op de linker zijde, dan vond hij eene rolbeweging naar rechts, en omgekeerd. Dit is te opmerkelijker, omdat bij deze beweging geene buiging van de wervelkolom plaats vindt. Bij passieve bewegingen, eindelijk, meende Nagel, in eenige weinige proeven, de rolbeweging even groot te vinden als bij actieve.

Op grond van deze acht hij zich gerechtigd, zijne resultaten te formuleeren, als volgt:

„De rolbeweging is in richting en in graad afhanke-
„lijk van de zijdelingsche afwijking van het hoofd van
„den verticalen stand, onverschillig, op welke wijze die
„afwijking is tot stand gekomen.”

Door de onderzoekingen van Skrebitsky en Nagel was onze kennis aangaande de rolbeweging aanzienlijk gevorderd. Toch waren nog eenige vragen te beantwoorden overgebleven. Onder deze werd het eerst onderzocht de invloed, dien de convergentie heeft op de grootte der rolbeweging. Het was bekend, dat de hoek, dien de schijnbaar verticale meridianen met elkander vormen bij parallellen stand der gezichtslijnen, veranderd wordt door convergentie, hetgeen men algemeen toeschreef aan eene geringe rolbeweging, door de oogen bij deze beweging

uitgevoerd. Nu onderzocht Woinow 1), in beginsel de methode van Skrebitsky volgende, de grootte der rolbeweging bij verschillende graden van convergentie, doch vond, dat deze volstrekt geen invloed daarop had. Bij hem was de verhouding tusschen neiging van het hoofd en rolbeweging steeds als 1 tot 9, bij een ander, die dezelfde proeven met hem deed, als 1 tot 6, het geen ongeveer met de uitkomsten van Skrebitsky en Nagel overeenkwam. Nog zij hier gemeld, dat Woinow zich ook ophthalmometrisch van rolbeweging zou overtuigd hebben. Had hij het spiegelapparaat zoo gesteld, dat de cornea in den horizontalen meridiaan werd gemeten, en liet hij daarna den onderzochten persoon zijn hoofd 45° neigen, terwijl hij tevens het spiegelapparaat en den ophthalmometer even veel graden draaide, dan bemerkte hij uit de veranderde kromming, dat hij thans een anderen meridiaan voor zich had. Bij zeer astigmatische cornea zal zeker het verschil merkbaar kunnen worden.

In dezelfde zitting van het oogheelkundig congres te Heidelberg, waarin Woinow van zijn onderzoek verslag gaf, deelde prof. Donders 2) mede, dat ook reeds door hem de rolbeweging bij parallellen stand der gezichtslijnen was onderzocht.

De methode was de volgende:

Over eene groote ronde schijf, op eenigen afstand geplaatst, kon van 5° tot 5 een dun elastisch koord worden uitgespannen. In het midden van de schijf was een gekleurd lint verticaal opgehangen, dat, na eenige

---

1) Beiträge zur Lehre von den Augenbewegungen, Arch. f. Ophth B. XVII. Abth. 2. pag. 233. en Klin. Monatsbl. 1871. pag. 387.

2) Klin. Monatsbl. 1871. pag. 389.

oogenblikken gefixeerd te zijn, plotseling werd weggetrokken, zoodat men in de plaats daarvan een gekleurd complementair nabeeld verkreeg.

Dit nabeeld nu werd telkens, door neiging van het hoofd, met het koord parallel gebracht, zoodat men kon zien, hoeveel het gedraaid was. De stand van het hoofd werd door een ander afgelezen aan een tusschen de tanden geklemden graadboog, waarlangs een in het water hangend zinklood zich bewoog.

Op deze wijze vond prof. Donders de verhouding tusschen rolbeweging en neiging van het hoofd ongeveer als 1 tot 8.

Terwijl dus door alle onderzoekers met zekerheid was geconstateerd, dat, in plaats van de door Hueck beschrevene totale compensatie, slechts eene zeer beperkte plaats vond, komt voor eenigen tijd Breuer 1) weder met de meening voor den dag, dat Hueck toch wel gelijk kon hebben, in zooverre, dat geringe neigingen van het hoofd door eene tegengestelde draaiing van het oog geheel zouden worden gecompenseerd. Hoe Breuer tot die voorstelling kon komen, zal later bij het bespreken zijner proeven blijken.

Met hoeveel zorg deze verschillende onderzoekingen ook waren gedaan, de methoden waren niet onberispelijk en de uitkomsten moesten aan nauwkeurigheid te wenschen overlaten.

De methode van Skrebitsky had een dubbel bezwaar. In de eerste plaats was het moeielijk, om den wijzer juist op het nabeeld te stellen, te meer, omdat de helling van het hoofd onder dat instellen lichtelijk kleine ver-

1) Ueber die Function der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Medicinische Jahrb. I. Heft. 1874.

anderingen ondergaat, en ten anderen liet ook de bepaling der overhelling te wenschen over, aangezien zij eerst na de instelling van den wijzer werd afgelezen en inmiddels kleinere of grootere wijzigingen kon hebben ondergaan. Bovendien volgde het zinklood niet gelijkmatig de helling, wanneer, bij het zijdelings overhellen, het hoofd ook meer of min voor- of achterover gebogen werd. Neemt men eindelijk in aanmerking, dat het zinklood ook altijd schommelingen maakt, dan begrijpt men, dat Skrebitsky er toe komen moest, overhellingen met verschillen van 10° tot berekening der gemiddelden te gebruiken.

Later werd het toestel gemodificeerd en werkelijk verbeterd, zooals het op het physiologisch laboratorium voorhanden is; maar het instellen van den wijzer op het nabeeld laat ook daarbij nog aan nauwkeurigheid te wenschen over.

De methode van Nagel kan alléén bij zeer hooge graden van astigmatismus vrij nauwkeurige aanwijzingen geven en is dus slechts bij weinigen aanwendbaar. Altijd laat het oordeel over het scherpzien van een zekeren straal dan nog een vrij groote speelruimte toe, en het aflezen van de helling van het hoofd is bovendien onvolkomen.

De laatst gebezigde methode van Donders komt aan vele bezwaren te gemoet. Hierbij toch heeft de waarnemer slechts éene observatie te doen, namelijk, het koord door het nabeeld te doen bedekken. Doch ook deze methode voldoet niet aan alle vereischten: 1. toch is het moeielijk, wanneer men het nabeeld heeft ingesteld, het hoofd zoolang stil te houden, totdat een ander heeft afgelezen, en 2. laat ze niet toe, met zekerheid van den primairen stand uit te gaan en daarna het hoofd te bewegen zuiver om een as, die loodrecht staat op het vlak, waarop de nabeelden worden geprojiciëerd.

't Was om deze reden, dat prof. Donders mij uitnoodigde, dit onderwerp nogmaals ter hand te nemen, en wel met een door hem aangegeven toestel, waardoor het mogelijk zou zijn, al de aan vroegere methoden verbondene onnauwkeurigheden te vermijden. Met zekerheid zou aldus de rolbeweging als functie van de neiging aan het licht treden. Tevens hoopte hij, door het onderzoek zoo nauwkeurig mogelijk te doen, omstandigheden te leeren kennen, die op de grootte der rolbeweging invloed hebben, en zoodoende de eigenlijke beteekenis van het merkwaardige verschijnsel wellicht op het spoor te komen.

b. *Eigen onderzoek.*

De toestel bestaat uit den boog *a c b* (verg. Plaat III, fig. 1.), die door middel van een hulze *d* om een horizontale as draaibaar is, terwijl de grootte dier draaiing kan worden afgelezen op den graadboog *e e*, door middel van den wijzer *f*, die met den boog zich mee beweegt.

Door draaiing van het stiftje *l* naar rechts kan de boog in elken stand worden vastgezet, om door draaiing naar links zijne bewegelijkheid te herkrijgen. Deze inrichting is, namelijk, zoodanig, dat de as *d* (fig. 2.), waarom de boog draait, naar voren conisch toeloopt: hierdoor wordt, wanneer de boog een weinig naar achteren gedrukt wordt, de beweging belemmerd. Dit nu geschiedt, zooals uit de figuren gemakkelijk te zien is, wanneer men door middel van het stiftje *l* de schroef *x* naar rechts draait.

De horizontale as *d* is verbonden aan de ijzeren stang *g*, die wederom door middel van een klem (fig. 3 K) aan een vaststaande tafel T is bevestigd, zoodat de toestel geheel onbewegelijk staat.

Aan de staaf *h h* (fig. 1) is een mondhouder *m* bevestigd, met afdruk van het gebit van den waarnemer. Deze mondhouder kan op verschillende wijzen worden bewogen:

1°. kan hij draaien om de staaf *h h* als as, en door de schroeven *n* en *o* worden vastgezet,

2°. naar rechts en links om een loodrecht op de vorige staande as en door de schroef *p* worden vastgezet,

3°. kan hij naar rechts en links verschoven worden langs de staaf *h h*.

Verder kan hij, tegelijk met de staaf *h h*, door de schroeven *q q* naar boven en beneden worden bewogen, terwijl eindelijk, door het eene paar schroeven meer te verplaatsen dan het andere, het rechter gedeelte iets hooger kan gesteld worden dan het linker, en omgekeerd.

Het doel van deze verschillende bewegingen is dit, dat de waarnemer, den mondhouder tusschen de tanden geklemd hebbende, het hoofd kan stellen in den primairen stand en daarna het hoofd op zij kan neigen om een horizontale as, die loodrecht staat op het midden van de grondlijn, d. i. die lijn, die de draaipunten der beide oogen verbindt.

Om aan deze verschillende voorwaarden te voldoen, moet vooreerst het instrument zoodanig geplaatst worden, dat de as der hulze *d* horizontaal is: dit is bereikt, wanneer de boog *a c b*, bij het ronddraaiien, zich beweegt in een verticaal vlak. Daarna neemt men den mondhouder in den mond en stelt het hoofd zoodanig, dat de oogen even hoog gelegen zijn als de as van het instrument, en het verlengde dier as de grondlijn in het midden snijdt.

Om dit nauwkeurig te doen, was op ongeveer 1 meter afstand een horizontale en een verticale draad gespannen, welke kruispunt *k* fig. 3. juist lag in het verlengde van de as der hulse *d*. Op een afstand van 6 meters waren op

den muur nog een tweede horizontale en een verticale draad gespannen, die elkaar eveneens in het verlengde van de genoemde as kruisten. Wanneer men nu den mondhouder zoolang naar boven of beneden beweegt, totdat de beide horizontale draden, afwisselend met het rechter en linker oog geviseerd, elkaar bedekken, dan ligt ten eerste de grondlijn horizontaal en ten tweede op dezelfde hoogte als de as van het instrument. Deze zal tevens de grondlijn in het midden snijden, wanneer de eerste draad, met het rechter en linker oog geviseerd, op gelijken afstand van de tweede verticale lijn wordt gezien, wat men verkrijgen kan door den mondhouder naar rechts of links te verschuiven.

Het komt er nu slechts nog op aan, het hoofd de juiste neiging naar voren of achteren te geven en te maken, dat het gelaat niet naar rechts of links afwijkt. Aan de eerste dier voorwaarden is voldaan, wanneer het nabeeld van een verticalen band, bij het zien verticaal naar boven en beneden of horizontaal naar rechts en links, niet van richting verandert. Het hoofd staat dan in den primairen stand.

Om afwijking van het gelaat naar recchts of links uit te sluiten, is het voldoende, zich zelf in een kleinen spiegel te zien, die op eenigen afstand, loodrecht op de as van 't instrument geplaatst is. Schijnbaar nauwkeuriger methoden, berustende op de projectie van den afstand der oogen op het vlak van den genoemden spiegel, of op dien van halfbeelden, gaven geene grootere nauwkeurigheid.

Wij bepaalden ons daarom tot het instellen op het gezicht; trouwens bleek eene kleine afwijking in genoemden zin zonder invloed te zijn op de uitkomsten.

Thans heeft men aan het hoofd den voorgenomen stand gegeven: het staat, namelijk, wanneer de wijzer op nul

gesteld is, in den primairen stand en draait, bij neiging naar rechts en links, om een horizontale as, die loodrecht staat op het midden van de grondlijn.

Het was noodzakelijk, bij de bepaling der rolbeweging, van dezen juist gedefiniëerden stand van het hoofd uit te gaan, omdat de invloed, dien de een of andere afwijking van dezen stand op de grootte der rolbeweging uitoefent, nog niet bekend is en eerst daarna kon worden onderzocht.

Het onderzoek geschiedde overigens bij parallellen stand der gezichtslijnen, naar de methode, reeds vroeger door prof. Donders aangewend.

Op een afstand van ongeveer 6 meters werd een groot wit scherm geplaatst van 1.5 meter middellijn (fig. 3 S), welks centrum *c*, in de as *d* gelegen, tot fixeerpunt diende. In het midden van dit scherm werd in den beginne een gekleurd lint verticaal opgehangen, dat boven door een klem los was bevestigd, zoodat het door een ander, nadat het lang genoeg was gefixeerd, plotseling kon worden weggetrokken. Het nabeeld werd dan, door neiging van het hoofd, parallel gesteld aan een koord, dat, eveneens door het centrum der schijf gaande, onder een bekenden hoek kon worden uitgespannen. Daar echter op deze wijze verkregene nabeelden, wegens den grooten afstand en de niet altijd even goede verlichting, tamelijk zwak waren en voor de proeven te kort aanhielden, werd hierin op eene andere wijze voorzien, die wezenlijk vele voordeelen opleverde.

In het scherm werd, namelijk, een horizontale 1 c. m. breede en 7 decim. lange streep *s s'* uitgesneden, die door het fixeerpunt liep, en hier achter een gasbuis met ongeveer 20 gasvlammen geplaatst. De reden, waarom een horizontale en geen verticale streep werd verkozen, was daarin gelegen, dat de verlichting aldus beter was:

waren, namelijk, de gasvlammen boven elkander geplaatst, dan werden de bovenste, wegens de opstijgende verhitte lucht, sterk heen en weer bewogen, 't geen eene stoornis gaf in de lichtlijn. Naar verkiezing kan men nu nog, om gelijkmatiger verlichting te verkrijgen, vóór de spleet een mat glas plaatsen of wel een doorschijnend gekleurd lint: steeds werden nu scherpe, genoegzaam aanhoudende nabeelden verkregen, die voor de proeven volkomen voldoende waren.

Nog dient te worden opgemerkt, dat de gasleiding zóó was ingericht, dat de waarnemer, na lang genoeg gefixeerd te hebben, door drukking op een kraan, die in 't bereik was zijner rechter hand, de gasvlammen plotseling tot een minimum reduceerde, zoodat alleen het nabeeld overbleef en hij niets van de verlichte streep gewaar werd.

Om nu de proeven te doen, gaat men aldus te werk. Na den wijzer van het instrument op 0° geplaatst te hebben, neemt men den mondhouder in den mond en fixeert, bij aangestoken gasvlammen, het midden der verlichte streep. Denkt men lang genoeg gefixeerd te hebben (15—20 sec.), dan worden, door drukking op de kraan, de gasvlammetjes bijna uitgedraaid. Spoedig daarop verschijnt het nabeeld, dat men nu door neiging van het hoofd naar rechts of links doet samenvallen met het koord, dat onder een bepaalden hoek is uitgespannen, en zet daarop den boog op de beschrevene wijze vast. Hiermede is de proef afgeloopen 1).

---

1) Daar het veel moeielijker is te beoordeelen, of het nabeeld met eene lijn samenvalt, dan wel aan een dicht daarbij zijnde lijn parallel is, zoo werd steeds de laatste methode gebezigd. Hiertoe werd op 2 centim. afstand van het centrum der

Tot aan 50° werden de proeven in zittende houding genomen, van 50° tot 90° in staande, daar wij, zittende, het hoofd niet zoo ver konden neigen. De aflezing geschiedde regelmatig 10 sec., nadat het hoofd op zij geneigd was.

Onze resultaten wijken van die van vroegere waarnemers af. In het algemeen was gevonden, dat de grootte der rolbeweging ongeveer evenredig aan de neiging van het hoofd toenam: bij mij daarentegen bestond die evenredigheid niet. De volgende tabel geeft die verhouding aan, zooals ze bij mij, als gemiddelde uit 16 waarnemingen voor iederen neigingsgraad, werd gevonden.

RECHTS.		LINKS.	
Neiging van het hoofd.	Blijvende rolbeweging.	Neiging van het hoofd.	Blijvende rolbeweging.
12°.35	2°.35	11°.93	1°.93
24°.03	4°.03	23°.61	3°.61
35°.07	5°.07	34°.72	4°.72
45°.82	5°.82	45°.67	5°.67
56°.16	6°.16	55°.72	5°.72
66°.13	6°.13	65°.93	5°.93
76°.62	6°.62	76°.15	6°.15
86°.52	6°.52	86°.04	6°.04
96°.62	6°.62	96°.15	6°.15

schijf, telkens loodrecht op de richting van het koord, een fixeerpunt aangebracht: deze geringe afstand van het centrum kon geen invloed hebben op den stand der nabeelden.

Uit deze tabel blijkt, dat de rolbeweging bij mij, na eene neiging van het hoofd meer dan 50°, bijna niet grooter wordt en ook reeds van den beginne af aan niet evenredig is aan de neiging van het hoofd.

Bij Dr. Küster, die de goedheid had, deze proeven eveneens te doen, was de verhouding, als volgt:

RECHTS		LINKS	
Neiging van het hoofd.	Blijvende rolbeweging.	Neiging van het hoofd.	Blijvende rolbeweging.
14°.62	4°.62	14°.45	4°.45
26°.89	6°.89	26°.58	6°.58
38 .06	8°.06	37°.23	7°.23
48°.81	8°.81	48°.72	8°.72
58°.59	8°.59	59°.29	9°.29
69°.48	9°.48	69°.95	9°.95
80°.69	10°.69	80°.91	10°.91
90°.45	10°.45	90°.60	10°.60
101°.22	11°.22	101°.02	11°.02

Graphisch voorgesteld, verkrijgen wij de volgende curven, waarvan de abscissen de neiging van het hoofd aangeven, de ordinaten de aan dien stand beantwoordende rolbeweging.

Fig. 1.

MULDER.

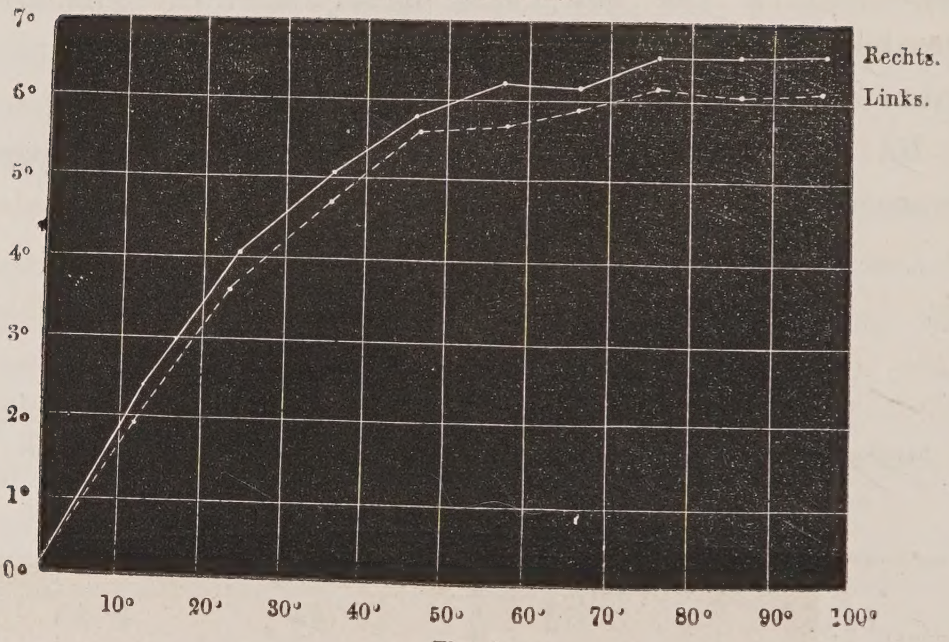
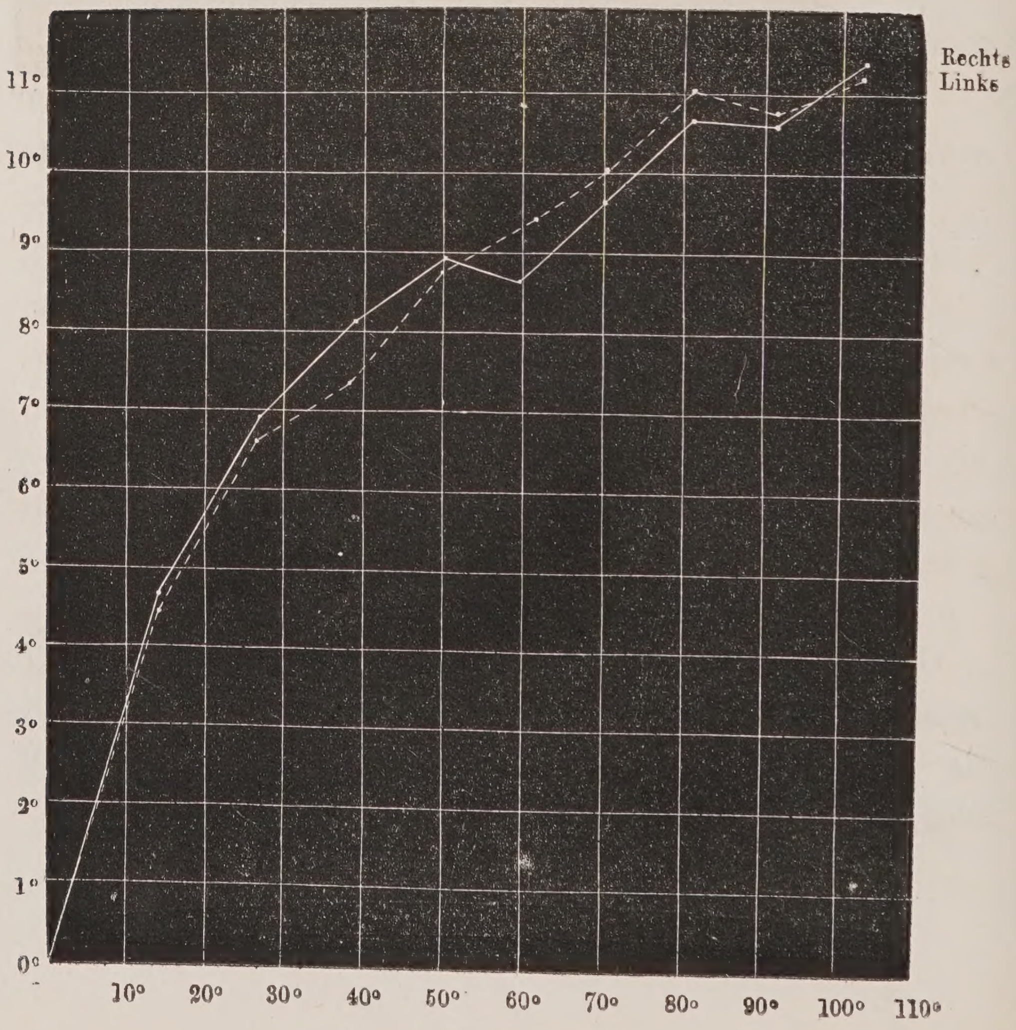


Fig. 2.

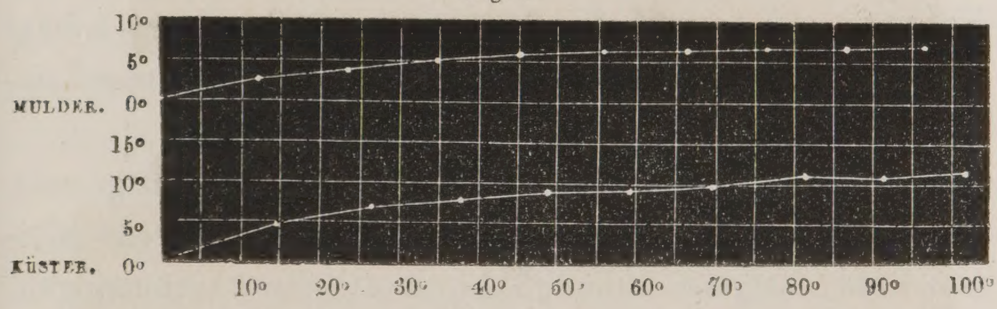
KÜSTER.



Bij Dr. Küster blijkt dus in 't algemeen de rolbeweging sterker te zijn, dan bij mij, met nog grootere afwijking van de evenredigheid.

In fig. 1 en 2 zijn, om den gang nauwkeuriger te kunnen teekenen en meer aanschouwelijk te maken, voor de ordinaten tien maal grootere afmetingen genomen als in werkelijkheid voorkomen. Wij laten nu, als fig. 3, de afbeelding der curven volgen, zooals ze werkelijk zijn, waar dus de lengten der abscis de hellingen van het hoofd, de lengten der ordinaten de correspondeerende rolbewegingen naar gelijken maatstaf voorstellen.

Fig. 3.



Wat aangaat de omstandigheden, die op de grootte der rolbeweging invloed hebben, zoo kunnen wij onze resultaten hieromtrent in weinig woorden samenvatten.

Vooreerst konden wij geen onderscheid zien tusschen de proeven, die in zittende en staande houding verricht werden: gemiddeld was de grootte steeds gelijk, hetgeen ook nog blijkt uit den geleidelijken gang der curven, samengesteld uit waarnemingen, deels in zittende, deels in staande houding gedaan (namelijk van 50° tot 90°).

Bovendien was er geen verschil in grootte, bij buiging van den hals alleen en van hals en romp samen, zoodat wij de reeds vroeger gedane uitspraak kunnen bevestigen, dat de grootte der rolbeweging enkel afhangt van de neiging van het hoofd, op welke wijze dan ook tot stand gekomen.

Een andere vraag is, of de rolbeweging, bij denzelfden stand van het hoofd, onder gelijke omstandigheden onveranderlijk dezelfde is?

Onze proeven, op verschillende tijden van den dag en ook op verschillende dagen genomen, leidden, als gemiddelde uit 20 waarnemingen, steeds ongeveer tot dezelfde grootte. Daarentegen konden de waarnemingen, ieder op zich zelf, somtijds tamelijk veel verschillen: het verschil steeg bij mij enkele malen in dezelfde reeks tot ongeveer 2°, mijns inziens meer, dan aan onnauwkeurigheid in de instelling mag worden toegeschreven.

Grooter nog dan bij mij, was dat verschil bij Dr. Küster, bij wien het enkele malen 3°.5 bedroeg, zoodat er wel grond is, om aan te nemen, dat er zekere schommelingen voorkomen.

Intusschen is het opmerkelijk, dat, bij langdurige oefening, het verschil (vooral bij Dr. Küster) steeds kleiner werd, hetgeen duidelijk bleek uit 80 waarnemingen, met gelijke afwijking van het nabeeld (40° links) door Dr. Küster gedaan, tusschen alle welke waarnemingen het grootste verschil niet meer dan 1°.4 bedroeg. De volgende cijfers geven de gemiddelden uit telkens 10 waarnemingen:

49°.07.	48°.82.	48°.96.	48°.98.
48°.85.	48°.89.	48°.91.	48°.84.

Of het afnemen van de verschillen moet worden toegeschreven aan meerdere nauwkeurigheid in het instellen dan wel aan grooter regelmatigheid in de rolbeweging zelve, durf ik niet te beslissen: misschien dragen beide omstandigheden daartoe bij.

Noch bij Dr. Küster, noch bij mij, had eene afwijking van het gelaat naar rechts of links (tot 20° toe)

eenigen merkbaren invloed; evenmin eene afwijking van het hoofd naar voren of naar achteren. Daar het instrument echter geene groote afwijking van dezen stand toeliet, durf ik niet te beslissen, of grootere afwijkingen eenigen invloed zouden hebben.

Wij komen thans tot de vraag, of de rolbeweging blijft voortbestaan, wanneer men langen tijd het hoofd op zij houdt, hetzij in staande, zittende of liggende houding. Wel is door Nagel aangegeven, dat ook in liggende houding rolbeweging voorkomt, en schreef hij zelfs het onaangename gevoel, dat sommige patiënten na eene oogoperatie ondervinden bij langdurige ligging op zij, aan de permanente contractie der beide obliqui toe; maar deze meening heeft hij niet bewezen.

Reeds was ons gebleken, dat gedurende den tijd, dat het nabeeld zichtbaar blijft (soms 1 minuut) geene verandering is waar te nemen; doch daar deze tijd veel te kort is, moesten wij naar eene andere methode uitzien, en lag het voor de hand, op het voetspoor van Nagel, het astigmatisme te hulp te roepen.

Een tamelijk intelligente patiënt, die een hypermetropisch astigmatisme van $^1/_8$ bezat, stelde zich beschikbaar.

Van een op eenigen afstand geplaatste stralenfiguur zag hij de verticale lijnen het duidelijkst, en bij de voorloopige proeven, met hem genomen, kon ik eenigermate zijne rolbeweging bepalen, door hem, terwijl hij ingebeten had, een bepaald aantal graden het hoofd op zij te laten neigen, en dan de lijn te laten aangeven, die hij het duidelijkst zag. Daarbij nu kwamen, onder gelijke omstandigheden, verschillen voor van 5 à 6 graden. Bleef hij lang ter zijde geneigd, eene hem blijkbaar hinderlijke houding, dan werd de afwijking nu eens grooter dan eens kleiner. De uitkomsten waren dus niet bevredigend. Zooveel

was intusschen gebleken, dat zelfs na 20 minuten de rolbeweging, zoo al verminderd, toch zeker niet verdwenen was.

Om nu meer zekerheid te verkrijgen, maakten wij gebruik van nabeelden, daarbij uitgaande van de volgende redeneering:

Wanneer men eenigen tijd het hoofd op zij houdt en in dien stand van de horizontale streep een nabeeld neemt, dan zal, zoo de rolling om de gezichtsas reeds verdwenen was, dat nabeeld gebonden zijn aan een netvlies. meridiaan, die met den horizontalen meridiaan een hoek maakt, even groot als de neiging van het hoofd bedroeg. Was echter de rolling om de gezichtsas nog geheel of gedeeltelijk aanwezig, dan zal de hoek tusschen beide meridianen een gelijk aantal graden kleiner zijn. Als men dus het hoofd weêr rechtop brengt, dan zal, bijaldien het oog zijn oorspronkelijken stand in de orbita herneemt, in het eerste geval het nabeeld evenveel in tegenovergestelden zin van de horizontale moeten afwijken, als het hoofd op zij was gehouden, in het tweede geval een kleineren hoek daarmeê maken.

Naar deze methode laat zich dus onderzoeken, of de rolling om de gezichtsas door voortgezette overhelling van het hoofd gewijzigd wordt.

Ik hield mijn hoofd korteren of langeren tijd b. v. 35° naar rechts: bij dezen stand bedraagt mijne rolbeweging ongeveer 5° en moest dus, als ik het hoofd weêr rechtop breng, het nabeeld parallel zijn aan het koord, dat onder een hoek van 30° met de horizontale in tegengestelden zin was uitgespannen. Dit bleek nu ook werkelijk het geval te zijn.

Dezelfde uitkomst verkregen Dr. Küster en ik, in staande en zittende houding, ook bij andere standen van het hoofd, en zoo was hierdoor aangetoond, dat na 15

minuten de rolling om de gezichtsas nog niet merkbaar was afgenomen.

Ook in liggende houding herhaalde ik met Dr. Küster deze proeven. Wij legden ons op een plat bed, dat zoodanig voor den toestel geplaatst was, dat wij den mondhouder in den mond konden nemen, zoodat wij nauwkeurig de neiging van ons hoofd konden aflezen. Na verloop van 45 minuten namen wij een nabeeld, schoven het bed snel ter zij en stelden het nabeeld op het uitgespannen koord in.

Thans bleek ons, dat de rolling om de gezichtsas een weinig was verminderd. Terwijl ze onder gewone omstandigheden, bij eene overhelling van 86°, bij mij 6° bedraagt, bleek het, dat na 45 minuten de rolling tot op 5°.2 was gereduceerd. Bij Dr. Küster was ze 2° afgenomen. Bij 90°.6 neiging van het hoofd bedraagt zijne rolbeweging ongeveer 10°.6, na 45 minuten slechts 8°.5.

Tegen deze methode is alleen dit in te brengen, dat het oog, bij het oprichten van het lichaam, wellicht niet terstond zijn correspondeerenden stand in de orbita herneemt. Wij antwoorden daarop, dat in onze proeven, na verkregen opgerichten stand, de nabeelden nog geruimen tijd, in gunstige gevallen 1 minuut, zichtbaar blijven, en gedurende dien tijd niet van richting veranderen, wat zeker te verwachten ware, bijaldien het oog een ongewonen stand in de orbita had ingenomen.

Al het bovenstaande heeft betrekking tot de rolbeweging, die aan een bepaalden stand van het hoofd, bij zijdelingsche overhelling, eigen is. Behalve deze blijvende of *staande* rolbeweging, ontdekten wij eene *voorbijgaande*, die niet aan den stand van het hoofd verbonden is, maar de beweging vergezelt, om, nadat deze is afgeloopen, spoedig te wijken.

Reeds had ik vele proeven gedaan, toen ik bemerkte, dat de uitkomsten aanzienlijk verschilden, naar gelang der snelheid, waarmede het nabeeld was ingesteld. Bij snelle instelling, d. i door het hoofd snel zoover te neigen, totdat het nabeeld met het koord parallel was, moest ik het hoofd meer ter zijde neigen dan bij langzame instelling, en dit verschil werd mij bij meerdere oefening steeds duidelijker. Het scheen dus in 't eerst, alsof bij mij de grootte der rolbeweging, bij geneigden stand van het hoofd, langzamerhand verminderde, en men kon aan de mogelijkheid denken, dat zij bij langdurig verblijven in dien stand geheel zou verdwijnen.

Een nader onderzoek leerde inderdaad, dat, wanneer het hoofd eenigszins snel op zij wordt bewogen, het oog niet terstond volgt, maar door tegengestelde rolling om de gezichts-as aanzienlijk terugblijft, om echter, zoodra het hoofd stilstaat, zoover te volgen, dat slechts de blijvende rolbeweging, zooals die boven werd aangegeven, tot waarneming komt.

Wij hebben dus eene voorbijgaande en eene blijvende rolbeweging te onderscheiden. De eerste houdt slechts een oogenblik aan en is na 1 à 2 secunden reeds weder geheel verdwenen. Dat deze observatie te voren nog niet was gedaan, behoeft niet te verwonderen, wanneer men bedenkt, dat, om ze goed te constateeren, men gelegenheid moet hebben, snel en zeker om een bepaalde as te draaiien en in staat moet zijn, bij de verkregen draaiing het hoofd te fixeeren. Bovendien moet men langen tijd gewend zijn aan het gebruik van nabeelden. In den beginne toch verdwijnt meestal het nabeeld bij het snel op zij neigen van het hoofd, en komt eerst weder te voorschijn, wanneer men het hoofd eenige oogenblikken stilhoudt: dan is echter de voorbijgaande rolbeweging reeds verdwenen en alleen de blijvende nog aanwezig.

De grootte dezer voorbijgaande rolbeweging bedroeg bij matige overhelling voor mij tusschen 10° en 15°. Om een nabeeld 20° te doen draaiien, moet ik, langzaam bewegende, mijn hoofd ongeveer 24° op zij neigen, hetgeen aanduidt, dat de blijvende rolbeweging in dit geval 24°—20° = 4° bedraagt. Bij tamelijk snelle beweging daarentegen is mijn hoofd reeds tusschen 35° à 40° op zij geneigd, voor en aleer het nabeeld 20° gedraaid is: het gevolg daarvan is, dat het nabeeld, bij het stilhouden van het hoofd in dien stand, een hoek van resp. 10° en 15° met het op 20° gestelde koord gaat maken.

De grootte dezer voorbijgaande rolbeweging vond ik bij mij, voor verschillend groote bewegingen, doch bij dezelfde snelheid, ongeveer gelijk; het juiste bedrag liet zich intusschen, zooals licht te begrijpen is, moeielijk bepalen.

Terwijl het mij langzamerhand steeds gemakkelijker werd, mij van het bestaan der voorbijgaande rolbeweging te overtuigen, zoo zelfs, dat ik elk rechtlijnig nabeeld, bij het op zij neigen van het hoofd, nog eenige oogenblikken zie nadraaien, was het echter moeielijk, ze op deze wijze bij anderen te constateeren.

Zelfs Dr. Küster, die alle overige proeven omtrent de blijvende rolbeweging heeft herhaald, heeft ze op deze wijze nooit kunnen waarnemen: integendeel, kwam het hem soms voor, alsof het oog, bij snelle beweging van het hoofd, een kleinere rolbeweging maakte dan bij langzame.

Ook prof. Donders, die de goedheid had, de proeven te herhalen, was slechts ten deele overtuigd. Wel verkreeg hij bij snelle instelling doorgaans grootere waarden dan bij langzame, tot zelfs 10° verschil; maar schier altijd bleef hem eenige twijfel, of hij het hoofd wel had stil gehouden en de klem vastgezet op het juiste moment, dat het nabeeld den draad bereikte.

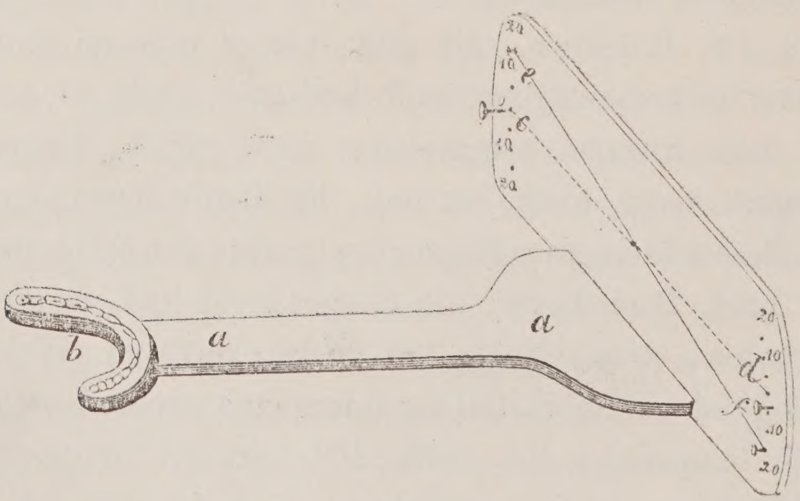
Daar dus deze methode zoo moeielijk tot overtuiging leidde, zag ik naar eene andere om.

In 't begin koesterde ik eenige verwachting van entoptische beelden, die reeds vroeger door prof. Donders ter bestudeering van de bewegingen van het oog waren gebezigd. Het gelukt, namelijk, meestal, wanneer men b. v. in 't donker een sterk positief glas voor 't oog houdt en dan naar een op eenigen afstand geplaatst lichtgevend punt ziet, in zijne eigene lens twee punten te vinden, die ongeveer diametraal tegenover elkander gelegen zijn. Gemakkelijk kan men zich nu overtuigen, dat de richting dezer twee punten steeds die van het hoofd ongeveer volgt. In mijne verwachting evenwel, om op deze wijze nog eene draaiing te bespeuren, wanneer het hoofd na eene snelle beweging reeds stilstond, werd ik teleurgesteld.

Ik keerde nu tot de nabeelden terug, maar volgde eene andere methode.

Het gebezigde toestelletje is in onderstaande figuur afgebeeld.

Fig. 4.



Het bestaat uit een staaf *a a*, ongeveer 25 centim. lang,

aan het eene einde geschikt, om tusschen de tanden te klemmen, terwijl aan het andere einde, loodrecht daarop, een klein scherm is bevestigd. Neemt men het toestelletje bij *b* tusschen de tanden, dan zal het nabeeld van een gekleurde strook papier, die telkens evenwijdig aan de lijn *c d* kan worden bevestigd en weggenomen, bij neiging van het hoofd naar rechts en links, met die lijn een hoek vormen, waarvan men de grootte kan bepalen door middel van het koord *e f*, dat onder verschillende hoeken met *c d* kan worden uitgespannen.

Men kan zoodoende gemakkelijk het maximum van afwijking vinden, en is deze grooter dan bij rustigen stand van het hoofd, dan is het verschil toe te schrijven aan de voorbijgaande rolbeweging.

Het onderscheid tusschen deze en de vorige methode is lichtelijk in te zien: — dáár moest men snel het hoofd stilhouden op het moment, dat men het nabeeld aan het koord parallel meende te zien; hier heeft men niets anders te doen, als zich te overtuigen, dat beide nog samen kunnen vallen. Op deze wijze kon ik bij mij zelf duidelijk zien, dat het nabeeld soms meer dan 20° (het maximum was 22°) achterbleef, om bij stilstand een hoek van niet meer dan 6° te vormen.

Ook prof. Donders kon duidelijk eene afwijking tusschen 15° à 20° waarnemen en zien, dat het nabeeld, bij 't stilhouden van het hoofd, langzaam een kleineren hoek ging vormen.

Het moest nu ons streven zijn, ons ook objectief van het bestaan der voorbijgaande rolbeweging te overtuigen, en dit gelukte ons ook bij diegenen, die subjectief, met behulp van nabeelden, moeielijk tot zekerheid zouden zijn gekomen.

Wij mogen dus aannemen, dat het verschijnsel der

voorbijgaande rolbeweging algemeen is. Het hoofd van den onderzochten persoon kan zich daarbij actief of passief bewegen. De passieve beweging geschiedt het best door het leggen zijner twee handen tegen de slapen van den persoon, dien men wenscht te onderzoeken: mits deze geen tegenstand biedt, kan men daarbij de bewegingen zoo snel maken en zoover uitstrekken, als men wenscht, en de onderzochte persoon heeft voor niets anders te zorgen, dan dat hij onafgebroken hetzelfde verwijderde punt blijve fixeeren. Deze passieve beweging geeft voor den waarnemer het voordeel, dat hij op het oogenblik van het stilhouden van het hoofd is voorbereid, het bewogen oog reeds kon volgen en onmiddellijk bij het stilstaan met volle aandacht het verschijnsel kan gadeslaan. Men overtuigt zich zoodoende gemakkelijk, na iedere eenigszins snelle overhelling, dat het oog tijdelijk meer was teruggebleven, dan het als blijvenden stand aanneemt; het volgt, ook na betrekkelijk kleine overhelling, een meer of minder aantal graden, draaiende om de gezichtsas in de richting, waarin het hoofd ter zijde was bewogen. Er zijn nauwelijks personen, op welke niet het eene of het andere oog eene arteria ciliaris anterior aanbiedt, welker verhouding tot het ooglid een geschikt voorwerp tot observatie uitmaakt, weinigen ook, waarbij de rolbeweging aan het eigenaardig netwerk der iris niet duidelijk is te bespeuren.

Dezelfde waarneming kan men doen, wanneer men eene willekeurige overhelling doet uitvoeren. Enkele malen zal men dan echter zijn doel missen, omdat de blik niet onmiddellijk op het juiste punt gericht, de aandacht niet op het juiste oogenblik gespannen is.

Het zekerst overtuigt men zich daarom objectief van het voorkomen der voorbijgaande rolbeweging bij zelf-

waarneming in een spiegeltje, dat, tusschen de tanden geklemd, tegelijk met het hoofd zich beweegt. Deze waarneming kan geschieden met evenwijdige en met convergeerende gezichtslijnen.

Bij evenwijdige gezichtslijnen ziet slechts het eene oog zich zelf in een kleinen spiegel, terwijl het andere naast den spiegel op een verwijderden wand van tamelijk gelijkmatig uitzien gericht is. Hierbij kan de sterke myoop zich van een gewoon plat spiegelglas bedienen, dat, op den halven afstand van het verste punt van duidelijk zien geplaatst, het oog een scherp beeld van zich zelf aanbiedt.

Bij geringe graden van myopie, evenals bij emmetropie en hypermetropie, voldoet de platte spiegel niet meer en moet men een positieve lens voor den spiegel kleven of liever nog, zooals prof. Donders mij raadde, een biconvexe lens (gewoon niet afgeslepen brilleglas), aan ééne zijde verzilverd, als spiegel gebruiken. Zoodoende kostte het mij geen de minste moeite, mij van de voorbijgaande rolbeweging, bij evenwijdige richting der gezichtslijnen, herhaalde malen telkens met zekerheid te overtuigen. Bij eene zijdelingsche overhelling van 25° is het reeds duidelijk, duidelijker nog bij eene van 45° of meer. Het is op deze wijze, dat ik mij het eerst objectief van het bestaan der voorbijgaande rolbeweging had overtuigd. Men behoeft de beweging niet snel uit te voeren: voldoende is het, in den loop van een seconde over te hellen; de voorbijgaande rolbeweging verdwijnt dan genoegzaam in den loop der volgende, met bijna gelijkmatige snelheid.

Prof. Donders herhaalde de proef op zich zelf: „ik „helde ter zijde,” zoo sprak hij, „tot een arteria ciliaris „juist achter het ooglid verdween, en stilstaande, zag ik ze „meer dan 0.5 m.m. terugtreden; wanneer ik nu uit den

„geneigden stand weder tot den loodrechten overging, kwam „het vat ver boven het ooglid te voorschijn, om weder „0.5 — tot 1. m.m. te dalen.”

Dit laatste is zeer belangrijk. Inderdaad is het terugblijven van het oog, wanneer men uit den geneigden stand in den verticalen overgaat, vaak nog duidelijker te constateeren, dan bij de omgekeerde beweging. En dit geschiedt, niettegenstaande het oog, ten gevolge der overhelling, blijvend in de tegengestelde richting was afgeweken. Het is dus klaar, dat het oog de neiging heeft, om, bij iedere verandering in de helling van het hoofd, den verkregen stand, waarbij het zich in de ruimte heeft georiënteerd, te handhaven.

Wat wij hier objectief waarnamen, was ons ook reeds bij het subjectieve onderzoek met nabeelden gebleken.

Men kan voorts bij zichzelf een zijner oogen bij convergentie in een spiegel waarnemen. Plaatst men den spiegel in het midden loodrecht op het mediaanvlak, dan zien, bij symmetrische convergentie, de beide oogen elkaar wederkeerig, hetgeen verwarring geeft en het herkennen der bijzonderheden onmogelijk maakt. Men moet dus het spiegeltje zoo plaatsen, dat b. v. het rechter oog zichzelf kan waarnemen, het linker noch zichzelf, noch het rechter; het rechter ziet dan zichzelf op den dubbelen afstand van het (vlakke) spiegeltje, en, daarvoor accommodeerende, zal het linker een hieraan genoegzaam beantwoordende convergentie aannemen. Bij zijdelingsche overhelling blijft de richting der gezichtslijn in betrekking tot het hoofd onveranderd en bestaat er geen grond, om een verandering in de richting der linker aan te nemen. — Hierbij nu blijkt evenzeer als bij de proeven met evenwijdige gezichtslijnen, dat er, behalve de blijvende rolbeweging, eene voorbijgaande voorkomt, die dus door convergentie niet is uitgesloten.

Een ander verschijnsel, dat ons toeschijnt met de voorbijgaande rolbeweging in nauw verband te staan, heeft bijzonder onze aandacht getrokken: wij bedoelen de kleine schokkende nystagmische bewegingen, die het overhellen van het hoofd vergezellen. Bij Hueck is, zooals wij zagen, reeds sprake van een of meer schokkende bewegingen, waaraan hij eene colossale uitgebreidheid toekent, zoodat het 25°—27° om zijn as gedraaide oog, door dergelijken schok plotseling zijne normale stelling in de orbita zou hernemen. Wat wij waarnamen wijkt zoozeer hiervan af, dat wij twijfelen zouden, of Hueck hetzelfde verschijnsel voor zich had, indien er aan eenig ander kon gedacht worden. Ook Nagel spreekt van kleine nystagmische schokken, die bij ongeoefenden het terzijde neigen van het hoofd zouden vergezellen. Naar onze ervaring komen ze bij allen voor zonder onderscheid, bij geoefenden zoowel als bij ongeoefenden. Ik heb twintig personen er op onderzocht en vond ze bij prof. Donders. en bij mij, die tot de geoefenden behooren, wel iets minder ontwikkeld, maar toch ook duidelijk aanwezig. Zij zijn het duidelijkst waarneembaar en ook wel het sterkst ontwikkeld bij langzame overhelling. Iedere schok heeft het karakter eener rolbeweging naar de zijde der overhelling. Blijkbaar was dus het oog meer naar de tegengestelde zijde om zijn as gedraaid en de voorstelling kan moeielijk eene andere zijn, als dat het oog de neiging had, door rolbeweging zijn stand tegenover de ruimte zooveel mogelijk te bewaren, maar bij de toenemende overhelling telkens insufficiënt werd en stootsgewijze toegaf aan den normalen stand in de orbita. Aan het eind van iederen schok is het, alsof het in tegengestelde richting terugspringt, zoo zwak evenwel, dat wij daarin niets anders zien als het snel hervatten der gewone rolbeweging

bij de inmiddels toenemende overhelling. Het getal stooten voor een zijdelingsche overhelling van 40°—50° verschilt van twee en drie, tot zes, acht en meer. Doorgaans zijn de schokken des te grooter, hoe minder talrijk. In weerwil nu van de partiëele meêbeweging en van het schoksgewijze herstellen der rolbeweging, constateeren wij aan het eind der overhelling altijd nog eene vrij belangrijke rolbeweging, die, als voorbijgaande, spoedig voor een deel wijkt, en voor een deel als staande rolbeweging voortduurt.

Bij de tegengestelde beweging van het hoofd, uit den overhellenden naar den opgerichten stand, worden dezelfde schokjes, vaak zelfs krachtiger en duidelijker, waargenomen, altijd weder in de richting der beweging van het hoofd. En toch blijft er, zooals wij boven gezien hebben, bij het stilhouden in den opgerichten stand ook hier eene betrekkelijk groote voorbijgaande rolbeweging over, zoodat de neiging, om zijnen stand tegenover de buitenwereld te handhaven, bij het terugkeeren tot den opgerichten stand bijzonder sterk aan den dag komt.

Wij gaven reeds te kennen, dat wij meenden, een verband te mogen aannemen tusschen de voorbijgaande rolbeweging, die aan het eind der hoofdbeweging overblijft, en de schokken, tijdens die beweging waargenomen. Na de gegeven beschrijving schijnt dat verband nauwelijks meer toelichting te behoeven. Inderdaad blijkt er bij het overhellen telkens een dergelijke voorbijgaande rolbeweging te bestaan, die dan schoksgewijs wordt opgeheven, en aan het eind blijft een laatste terug, die nog niet rijp was voor den schok en nu langzamer verdwijnt. Wij willen hiermeê niet te kennen geven, dat ieder schokje de voorbijgaande rolbeweging voor den bereikten stand geheel zou opheffen. Wij gelooven veeleer het tegendeel en vinden dit door de inmiddels regelmatig toenemende overhelling

grootendeels verklaard. Maar wel gelooven wij, dat er bij ieder persoon een nader verband bestaat tusschen die schokken en de voorbijgaande rolbeweging, dat b. v. bij mijzelven de zwakke ontwikkeling der schokken in betrekking staat tot de groote voorbijgaande rolbeweging, op het moment van stilstaan van het hoofd aanwezig. Van die laatste hebben wij gezien, dat zij aan de nabeelden te herkennen is, waaraan ik ze zelfs het eerst gevonden heb.

Hoe verhouden zich in dit opzicht de nystagmische schokken?

Opmerkelijk genoeg ziet men daarvan aan de nabeelden niets.

Sommigen verklaarden de schokkende bewegingen te gevoelen; Prof. Donders gaf ze zelfs aan en meende op het oogenblik van den schok een moeielijkheid in het onafgebroken fixeeren van hetzelfde punt te ontwaren, wat hij bij rechtstandig hoofd zonder inspanning minuten lang, ook zonder te pinken, kan volhouden. Maar noch in de nabeelden, noch in de werkelijke voorwerpen worden de schokkende bewegingen herkend. Het is trouwens evenzoo bij ziekelijken nystagmos. Deze stoort de waarneming, en bij den stand der oogen, die hem tot een minimum reduceert, neemt de gezichtscherpte toe 1); maar bewegingen van het gefixeerde voorwerp en van de ruimte in het algemeen worden niet gezien.

Boven beschreven wij de nystagmische schokjes, zooals men ze bij genoegzaam evenwijdige gezichtslijnen waarneemt. Onderzoekt men ze nu bij convergentie der gezichtslijnen, dan vindt men ze uiterst zwak. De conver-

---

1) Vergel. Baumeister, in Verslag v. h. Nederl. Gasthuis van Ooglijders. 1874. Wetenschappelijke Bijbladen. bl. 71 en Graefe's Archiv f. Ophth, Bd. XIX, I. pag. 261.

gentie dus, die ons geen invloed aanwees op de voorbijgaande rolbeweging, werkt duidelijk onderdrukkend op de schoksgewijze beweging: ik meen, dat bij gewonen nystagmos de schokken, onder den invloed van convergentie, ook doorgaans afnemen. Men kan dien invloed der convergentie nu ook bij anderen duidelijk constateeren. Bij willekeurig in de ruimte convergeerenden kan men het hoofd achtereenvolgens links en rechts doen overhellen, zonder dat zich duidelijke schokken ontwikkelen. Gemakkelijk ook overtuigt men zich, wanneer men een te fixeeren voorwerp meer en meer in het mediaanvlak nadert, terwijl onophoudelijk links en rechts overhellende bewegingen afwisselen, dat met het naderen de schokken verminderen, om ten slotte bijna geheel uit te blijven. Eindelijk kan men een aan het mondstuk bevestigd punt bij meer of minder sterke convergentie te fixeeren geven, en resp. ziet men de schokken daarmeê uitblijven of verminderen.

Kan men nu, evenals de voorbijgaande rolbeweging, de schokken naar de boven beschreven methode bij zich zelf in een spiegel waarnemen?

Dit gelukt in geenen deele. Ook bij evenwijdige gezichtslijnen zijn ze in den spiegel niet te zien.

Aanvankelijk onderstelden wij, dat tijdens de schokjes de fixatie, en daarmede de waarneming, kon zijn opgeheven. Maar ook bij anderen overtuigden wij ons, dat ze gedurende de fixatie in den spiegel genoegzaam uitblijven. Het blijkt dus, dat het onveranderlijke aanzien van het ook zonder convergentie zich spiegelend oog de schokken opheft. De boven beschreven proeven leerden evenwel, dat ook bij het bestaan dier schijnbewegingen de convergentie alléén in staat is, ze te onderdrukken.

II. ANALOGE BEWEGINGEN VAN HET OOG.

Iedere poging, om tot de beteekenis op te klimmen der rolbeweging, in het vorige hoofdstuk beschreven, moet worden voorafgegaan door een beschouwing der analoge bewegingen, juister nog der bewegingen, onder overeenkomstige voorwaarden. Laten zij zich uit hetzelfde gezichtspunt verklaren, dan verkrijgt die verklaring des te hoogere waarde, naarmate zij algemeener is en zich over meer feiten uitstrekt.

Rolbewegingen komen onder zeer verschillende omstandigheden voor. Convergentie gaat met rolbeweging gepaard, zichtbaar ook op het oog, welks gezichtslijn daarbij haar richting niet verandert. Bij beweging om de horizontale dwarse as naar boven heeft regelmatig eenige rolbeweging naar buiten, bij die naar beneden eenige rolbeweging naar binnen plaats. Ten behoeve der stereoscopische combinatie worden, wanneer de beelden voor rechter en linker oog niet evenwijdig zijn, onwillekeurig rolbewegingen van eenige graden volvoerd. — In al deze gevallen is de rolbeweging intusschen van geheel anderen aard, als de in het vorige hoofdstuk beschrevene. Zij is, namelijk, eene symmetrische, d. w. z., voor het eene oog in tegengestelden zin als voor het andere, beide naar binnen of beide naar buiten. In de rolbeweging,

waarvan vroeger sprake was, is daarentegen de richting eene parallelle, voor beide oogen eene draaiing rechts ofte links.

Blijkbaar liggen aan deze beide vormen zeer verschillende innervaties ten gronde. De rolbeweging naar binnen geschiedt door den musculus rectus superior en obliquus superior, die naar buiten door den musculus rectus inferior en obliquus inferior: de genoemde spieren moeten werken met spankrachten, die elkander op de dwarse as opheffen, en ondersteunen elkander dan op de gezichtsas. Bij de symmetrische rolbeweging nu is de innervatie op beide oogen dezelfde, bij de parallelle daarentegen een tegengestelde. Wij vinden hier dus hetzelfde verschil terug, dat er bestaat tusschen een symmetrische convergentie der oogen en een wenden der beide oogen naar de rechter of linker zijde. Het verschil is zeer essentiëel. Het sluit iedere gedachte uit, om de symmetrische rolbeweging in analogie te brengen met de parallelle.

Zooals in het eerste hoofdstuk vermeld werd, heeft Nagel gevonden, dat, bij ligging op den rug, eene draaiing om de vertikale as van het lichaam rolbeweging voortbrengt. Zijn astigmatisme gaf hem het middel tot dit onderzoek aan de hand. Wij herhaalden het, ons bedienende van het beschreven mondstuk, met nabeelden, en bevestigden gemakkelijk zijne uitkomst.

Hierbij is de rolbeweging inderdaad eene parallelle voor beide oogen.

Maar is zij eene analoge aan de vroeger beschrevene, die eigen is aan overhelling van het hoofd naar den schouder? — Zij is geene analoge, maar zij is dezelfde, of liever een direct uitvloeisel er van. Men zal dit gereedelijk inzien.

Het rechtstandige lichaam kan, b. v. op een plank,

achterover geneigd worden, tot het horizontaal op den grond ligt, en alle rolbeweging blijft hierbij uit. Het kan evenzeer ter zijde geneigd worden, tot het insgelijks horizontaal op den grond ligt, maar nu op de eene of de andere zijde, waarbij het hoofd dus op een der ooren rust, en hierbij komt de vroeger beschrevene rolbeweging voor, die aan zijdelingsche overhelling gebonden is. Nu heeft men wel niets anders te doen, als zich om de lengte-as van zijn lichaam te draaien, tot men plat op den rug ligt, om de bestaande rolbeweging te doen wijken, en, omgekeerd, zich weêr op de zijde te draaien, om ze te doen terugkeeren. Men ziet dus, dat zij een eenvoudig uitvloeisel is van de aan zijdelingsche overhelling van het hoofd gebondene. Maar onbelangrijk is zij niet, in zooverre zij ons leert, dat ook bij een beweging der oogen in het vlak der netvlies-horizonten eene rolbeweging kan voorkomen, krachtens het verband tusschen den stand van het lichaam en de ligging der oogen in de orbita. Deze verklaring brengt mede, dat bij de draaiing om de verticale as, in liggende houding, geene sterkere rolbeweging als voorbijgaande kan voorkomen, en wij konden eene dergelijke ook niet constateeren.

Werkelijk analoog aan de door ons in het eerste hoofdstuk onderzochte is

1. de rolbeweging, die ontstaat, wanneer, bij horizontaal naar beneden gericht aangezichtsvlak, het hoofd in een horizontaal vlak wordt heen en weer bewogen. Die rolbeweging is door Breuer 1) onderzocht. Hij richtte de proef zoodanig in, dat het hoofd, bij naar beneden gericht aangezichtsvlak, draait om eene as, die, loodrecht op de

---

1) Ueber die Fünction der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Medicinische Jahrb. I. Heft. 1874.

grondlijn, van den neuswortel naar het achterhoofd gaat. Om dit te bereiken, fixeerde hij op de draaibare plaat van een klein tafeltje een viseerblad van Helmholtz, in dier voege, dat het mondstuk loodrecht stond. Klemde hij dit nu tusschen de tanden, dan was zijn aangezicht parallel aan het tafelblad, en draaide hij nu dit blad rechts of links om, dan bewoog zijn hoofd zich natuurlijk om de genoemde as. „Wenn ich nun," zegt hij, „auf „dem Tischchen ein liniirtes Papier befestige, mir ein „lebhaftes und scharfes Nachbild verschaffe, etwa die Tren- „nungslinie zwischen blau und orange, roth und grün, „und dann die oben beschriebene Drehung mache, so sehe „ich, dass dabei das auf das Papier projicirte Nachbild „sich ausgiebig gegen die Linien dreht. Nach einer gewissen „Drehung schwindet mir das Nachbild, dan finde ich „es wieder in der Anfangsstellung, wenn es gelang die „Fixation festzuhalten (was nicht immer leicht ist) u. s. w. „Steht man still, so stellt sich das Nachbild in die Lage „wie vor der Drehung." Om het bedrag dier rolbeweging te bepalen, bevestigde hij met een stift, die tegelijk als fixatie-punt diende, op het tafelblad een schijf van tamelijk donker papier, waarop een breede zwarte lijn getrokken was, die door de stift ging. Hierover werd nu nog een voor de helft met rood, voor de helft met groen bekleede schijf gelegd; de grenslijn der kleuren ging insgelijks door de in het middelpunt der schijf staande stift. Hij kon nu door verschuiving der bovenste schijf de grenslijn en de zwarte lijn onder verschillende hoeken brengen, en was zeer wel in staat, wanneer na lang fixeeren de bovenste schijf werd weggenomen, waar te nemen, of bij het ronddraaien het nabeeld die lijn bereikte: hij gelooft op die wijze draaiingen van nagenoeg 20° zeker te hebben geconstateerd.

Deze proeven zijn door ons zorgvuldig herhaald. In de eerste plaats met het draaibare tafelblad, zooals boven beschreven is. Later wijzigden wij de methode in zooverre, dat wij het vroeger (bl. 145) beschreven kleine werktuig in den mond klemden, en het hoofd dermate op de borst bogen, dat het aangezichtvlak horizontaal kwam te liggen. Men kan dan, de voeten in een kleinen kring om het fixeerpunt op den bodem verschuivende, eene draaiing van het hoofd om de gewenschte as verkrijgen, en zonder eenige belemmering zelfs eenige malen het lichaam geheel omdraaien. Wij vonden nu bevestigd, dat die draaiing terstond rolbeweging opwekt. Eenige malen het lichaam ronddraaiende, bereikten wij als maximum een rolbeweging van 22°. Wat wij daarentegen niet zagen, is het verdwijnen van het nabeeld: zoolang de beweging voortduurt, blijft het, naar het schijnt met langzame schommelingen, onveranderd afgeweken. Van een geheel compenseerende draaiing, telkens stootsgewijs opgeheven, zooals Breuer zich schijnt voor te stellen, konden wij niets waarnemen. Hij schijnt, zooals nog nader blijken zal, zich hierbij een proces voor te stellen naar het model der schildering van Hueck voor zijdelingsche overhelling van het hoofd, dat wij meenen boven voldoende te hebben weerlegd.

Volgens Breuer keert het nabeeld bij het stilstaan tot zijn oorspronkelijken stand terug. Zoo eenvoudig vonden wij dien terugkeer niet. Heeft men na lange draaiing een aanzienlijke afwijking verkregen, dan ziet men onmiddellijk bij het stilstaan het nabeeld vrij snel tot den primitieven stand naderen, maar tevens dien stand aanzienlijk overschrijden, zoodat er een secundaire rolbeweging in tegengestelden zin, bijna van gelijk bedrag als de primaire, tot stand komt, waarin het oog eenige seconden onveranderlijk volhardt, om langzaam, aanvan-

kelijk met toenemende, vervolgens met afnemende snelheid, tot den primitieven stand terug te keeren, die dan niet meer overschreden wordt. Bij sterke afwijking duurt het geheele proces niet minder dan 25 seconden. Van den aanvang af, of gedurende het proces, kan men het hoofd opheffen en rechtstandig stellen, zonder het proces te storen: de secundaire afwijking komt op gelijke wijze voor, om ook op gelijke wijze te verdwijnen.

Zooals wij zagen, is ons, bij de laatstbeschreven draaiing, van schokkende rolbeweging niets gebleken. Maar ook bij zijdelingsche overhelling van het hoofd zijn ze aan het nabeeld niet waar te nemen. Ze zouden dus ook hier kunnen voorkomen, zonder door ons te zijn opgemerkt. De gelegenheid van ze bij anderen te onderzoeken, wordt door den horizontalen stand van het aangezicht eenigszins bemoeielijkt. We onderzochten onze eigen oogen met de spiegelende lens. Het resultaat was, dat eigenlijke schokken niet werden gezien, maar dat er langzame schommelende bewegingen voorkomen, zooals wij ook reeds aan de nabeelden meenden te hebben opgemerkt, zoowel tijdens het omdraaien als na het stilstaan, tot zelfs nog in den terugkeer uit de secundaire afwijking. Intusschen kan deze methode, zooals wij zagen, de schokken onderdrukken: in hoeverre ze voorkomen, blijft dus onbeslist.

Eene blijvende afwijking komt bij de hier behandelde draaiing met horizontaal aangezichtsvlak niet voor. Dit is zeer begrijpelijk, omdat het lichaam in zijn geheel, zonder relatieve verplaatsing zijner deelen, tegenover de ruimte blijft staan en in betrekking tot die ruimte georiënteerd is. Een grond voor blijvende afwijking kan men zich dus naar de eene zijde even weinig denken, als naar de andere. Daarentegen is de secundaire afwijking, vóór

het oog tot rust komt, als een uitvloeisel van de wet van Plateau beter te begrijpen.

Alléén wanneer de draaiing niet zuiver om de as tusschen neuswortel en achterhoofdsbeen geschiedt, maar het hoofd tevens heen en weer bewogen wordt, zoodat de betrekkelijke stand der lichaamsdeelen tot elkander verandert, mag men, evenals bij zijdelingsche overhelling naar den schouder, eene blijvende rolbeweging verwachten, en zij is in dat geval ook werkelijk aanwezig.

De uitkomsten bij de hier beschreven draaiing verschillen van die van Breuer: in de eerste plaats, door het zichtbaar blijven van het nabeeld en het uitblijven van zoodanige schokken, als waardoor het telkens den oorspronkelijken stand zou innemen; in de tweede plaats door de secundaire afwijking. Maar er is nog een derde punt van verschil. Breuer trachtte ook de verhouding tusschen de compenseerende rolbeweging en de frontaaldraaiing van het hoofd te bepalen, wat hem echter niet wilde gelukken. „Doch *möchte* ich *für sicher* halten", zegt hij, dat de verhouding veel grooter is dan 1 : 6. Wij weerspreken dit niet, maar merken aan, dat de verhouding 1: 6 het maximum is der *blijvende* afwijking, die bij zijdelingsche overhelling van het hoofd gevonden wordt; en de *voorbijgaande* afwijking, waarvan hier sprake is, is van geheel anderen aard, zoodat een relatie tusschen draaiing en rolbeweging hier niet denzelfden zin heeft Breuer gaat voort: „ich meine dass kleine Kopfdrehungen *so gut* „*als vollständig* compensirt werden." En, om den climax te voltooien: „*ich muss* somit Hueck *vollständig Recht* „geben, wenn ich auch Drehungen um 28° nicht gesehen „habe." Zoo is van „möchte" en „weit grösser als 1 : 6" in een paar regels „muss" en „vollständig" geworden. De waarheid is, dat, bij zijdelingsche overhelling van het

hoofd, groot of klein en bij welke snelheid ook volbracht, het nabeeld onmiddellijk de helling volgt, en dat, bij de laatst beschreven draaiing met horizontaal aangezicht, het nabeeld ook onder geen omstandigheid zijn absoluten stand in de ruimte behoudt, zoodat het vaststaat, dat ook de voorbijgaande rolbeweging altijd slechts voor een deel compenseert.

Naar Hueck zou zelfs de compensatie der blijvende, die slechts de fractie van 10 tot 15 proc. bedraagt, tot 28° volkomen zijn. Hoe kan er dan van een verdediging der Hueck'sche voorstelling sprake zijn?

2. In verband met de rolbeweging als gevolg van het draaïen om een as, die bij horizontaal aangezichtsvlak verticaal van neuswortel naar achterhoofdsbeen gaat, moeten wij thans den invloed nagaan van draaiing om de verticale as van het hoofd, in opgerichten stand. Hierbij kan alleen sprake zijn van draaiing van het oog om een verticale as naar den binnen- en buitenooghoek, en daar deze draaiing meer absoluut door den wil wordt beheerscht, zal iedere andere drang tot die beweging allicht zich minder duidelijk openbaren. Toch zal het voldoende blijken, dat de bedoelde bewegingen van het oog hier in allen deele eene analoge verhouding vertoonen, als de rolbeweging bij horizontaal aangezichtsvlak.

Wanneer men iemand vraagt, het hoofd heen en weêr te bewegen (het gebaar der ontkenning), dan zal men bijna zonder uitzondering vinden, dat het oog die bewegingen niet volkomen volgt: het zal heen en weêr gaan, maar in mindere mate, en dus, door draaiing in de orbita, de hoofdbeweging gedeeltelijk compenseeren. Gelijke uitkomst verkrijgt men, wanneer men zich achter iemand plaatst en met de op de slapen gelegde handen het hoofd een dergelijke passieve beweging doet ondergaan.

Met het sterke nabeeld van een vlam bij het directe zien voor oogen, het hoofd, hetzij met gesloten, hetzij met geopende oogen heen en weêr bewegende, overtuigt men zich ook gemakkelijk, dat de oogen minder extensieve bewegingen plegen te maken, dan het hoofd. Het is noodig, dat men bij het nemen dezer proeven zich bepaald voorstelle, het hoofd te bewegen, geenszins het een of het andere in de peripherie gelegen en indirect geziene punt te fixeeren. In het laatste geval verkrijgt men het omgekeerde effect, dat, namelijk, in dezelfde richting, waarin het hoofd zich beweegt, de oogen nog verder worden gedraaid.

Om zich van het hier gezegde op zich zelf te overtuigen en zelfs ook de verhouding tusschen hoofd- en oogbeweging te bepalen, kan men een eenvoudig dun staafje (b v. een gewoon potlood) tusschen de tanden klemmen, zoodat het naar boven gericht is en in den primairen stand met zijn uiteinde viseerpunt is van het eene oog. Beoogt men dan een peripherisch gelegen punt te fixeeren, dan blijft het viseerpunt, dat de bewegingen van het hoofd meemaakt, bij de gezichtslijn kennelijk achter; stelt men zich daarentegen voor, het hoofd te bewegen, dan blijft de gezichtslijn achter bij het fixeerpunt 1).

Wanneer men nu verder eenige malen na elkander, door beweging op zijne voeten, om zijne lengteas draait, dan zijn de bewegingen der oogen ook weder analoog

1) Quantitatieve bepalingen hieromtrent zijn gemaakt in het physiologisch laboratorium te Utrecht door Dr. Ritzmann uit Zürich, met behulp van een klein werktuig, waarop men, na iedere beweging, voor de oogen en voor het hoofd, zoowel de doorloopene bogen in graden, als de meridianen, waarin de beweging plaats had, kan aflezen. Ongesteldheid van Dr. Ritzmann is oorzaak, dat zij tot dusverre niet werden gepubliceerd.

aan de draaiing bij horizontaal aangezichtsvlak. Purkinje 1) reeds beschreef, hoe daarbij de voorwerpen aanvankelijk in relatieve rust verkeerden, „indem das Auge „durch seine Bewegungen, die sich vermöge der Drehung „des Körpers immerfort ändernden Raumverhältnisse „desselben ausgleicht." Weldra is de compensatie minder volkomen „nur absatzweise, indem die Gegenstände jetzt bewegt, jetzt ruhend erscheinen." Eindelijk houdt ook deze strijd op; maar het oog blijft toch nog van tijd tot tijd aan eenig voorwerp zwak hangen, zoodat de neiging tot compensatie niet geheel geweken is. Breuer nam bij ééne omdraaiing van zijn lichaam, met de op zijne gesloten oogleden gelegde vingers, ongeveer 10 stooten van den bulbus waar. Mach 2) herhaalde deze proeven, met een sterk nabeeld voor de oogen, en constateerde daarbij hetzelfde. Hij deed ze ook bij passieve omdraaiing in een besloten ruimte: zijne vingers namen dan de schokken der gesloten oogen duidelijk waar. Minder sterk waren daarentegen die van van een nabeeld, bij geopende oogen.

Staat men nu stil, dan ontwikkelt zich het gevoel, dat men naar de tegenovergestelde zijde om zijn as gedraaid wordt. Het duidelijkst komt dit, zooals Mach opmerkt, na passieve omdraaiing te voorschijn: maar ook na actieve neemt men het waar, wanneer men zich, zooals Breuer aanraadt, terstond daarop in een goed aansluitenden armstoel werpt. Dit gevoel gaat verbonden met een neiging van het hoofd, en vooral van de oogen, om zich in tegengestelde richting te bewegen, in de richting dus, waarin de oorspronkelijke draaiing van het lichaam

1) Medicinische Jahrbücher. 1823.

2) Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen Leipzig. 1875.

plaats vond. Het gevolg hiervan is, dat bij een gewone poging, om een voorwerp te fixeeren, de bliklijnen telkens in den zin der primitieve draaiing er van afwijken, hetgeen dan ook telkens een snelle (schokkende) willekeurige beweging uitlokt, om het op nieuw te fixeeren, — verschijnselen, die men bij een ander kan waarnemen en, de proef zelf doende, gemakkelijk kan analyseeren 1).

De neiging, om de oogen na het ophouden der draaiing

---

1) In het telkens afwijken van het oog van het gefixeerde punt en het willekeurig schokkend terugkeeren wordt in het algemeen de grond gezocht der gezichtsduizeligheid (Gesichtsschwindel), die men na herhaald omdraaien om de lengteas waarneemt. Mach intusschen meent, ook zonder beweging der oogen, deze duizeligheid waar te nemen, en beschrijft ze p. 26, naar hetgeen hij vooral zag in de beslotene ruimte, met de volgende woorden: „Es sieht so aus, alsob der ganze sichtbare Raum sich in „einem zweiten Raum drehen würde, den man für unverrückt „festhält, obgleich letzteren nicht das mindeste Sichtbare kenn-„zeichnet. Mann möchte glauben," zoo gaat hij voort, „dass hinter „dem Sehraum ein zweiter Raum steht, auf welchen erstere bezogen „wird." Prof. Donders kan ook door wat sterker geïntentioneerde fixatie de afwijkingen en de schokkende bewegingen onderdrukken en behoudt dan toch de voorstelling, dat het zichtbare veld de beweging, als gedurende het draaien om de vertikale as, voortzet, — in zekeren zin als op een daarbuiten gelegen ruimte, want hij stelt zich niet de geheele wereld als draaiend voor.

Als hoofdgrond, om de gezichtsduizeligheid aan de oogbewegingen toe te schrijven, heeft men aangevoerd, dat, wanneer men onmiddellijk na het ronddraaien een nabijgelegen punt, onder sterke convergentie, fixeert, de schijnbare draaiing der voorwerpen onmiddellijk wijkt. Van de juistheid van dit feit heb ik mij bij herhaling overtuigd, en ook prof. Donders vond dit bevestigd. Zelfs het sterk convergeeren in de ruimte, zonder gegeven fixatiepunt, vonden wij voldoende. Intusschen ligt hierin niet het absolute bewijs, dat de schijnbare beweging der voorwerpen uitsluitend van de oogbeweging afhangt: de actus

in den zin te bewegen, waarin primitief de draaiing plaats had, in tegengestelden zin dus van dien, waarin men thans meent omgedraaid te worden, is in betrekking tot ons onderzoek vooral belangrijk. Wij zochten daarom naar een middel, om ze duidelijk en zeker te constateeren, en vonden een zoodanig in de schijnbare beweging van het nabeeld eener sterke vlam, dat wij reeds vóór het omdraaien als een merk in de gele vlek hadden vastgelegd.

Werpen we ons nu, na eenige malen snel te zijn rondgedraaid, met gesloten oogen in een stoel, dan wordt, door een inwendigen drang, dat nabeeld, 't welk achtergebleven was, in weinige seconden sterk naar de zijde bewogen, waarheen wij ons primitief hebben gedraaid, blijft hier eenige seconden onbewegelijk staan en komt nu zeer langzaam naar het midden terug, om eerst na ongeveer 30 seconden den neutralen primairen stand weêr in te nemen. De schijnbare richtingen, waarin wij het nabeeld zien, zijn hierbij die, welke de bliklijnen werkelijk aannemen. De bewegingen geschieden niet onbewust, en doen zich nu even goed gelden bij de projectie, — ze mogen door directe willekeur of, als associatie van zekere voorstellingen, door inwendigen drang worden voortgebracht. Wij hebben ons overigens, door gedurende het heen en weergaan plotseling het ooglid te openen, van den aan de projectie beantwoordenden stand der oogen overtuigd.

In de beweging van het nabeeld zien wij in de eerste plaats

---

eener sterke convergentie kan nog wel iets anders onderdrukken als enkel de oogbewegingen. Het kwam ons voor, dat het gevoel, van in tegenovergestelde richting gedraaid te worden, hierdoor ook geheel of grootendeels wijkt, en veel gemakkelijker kan men daarbij de zoogenoemde compenseerende bewegingen der ledematen vermijden en zich voor omvallen behoeden.

het gewone achterblijven, tijdens de draaiing, en bij het stilstaan, in de beweging naar de andere zijde, de uitdrukking van een bewegingsdrang, tegengesteld aan dien, waarin wij ons voorstellen gedraaid te worden, waaruit dan allengs de gewone evenwichtsstand zich weder ontwikkelt. — In allen deele, ook ten aanzien van de snelheid van het proces, zoo overeenkomstig met het verloop der rolbeweging, boven (bl. 157) na draaiing met horizontaal aangezichtsvlak beschreven, dat de analogie der verschijnselen overtuigend in het oog springt.

3. Van de draaiingen van het hoofd om een dwarse horizontale as, achterover en voorover buigende, schijnt wel in allen deele hetzelfde te gelden als van de draaiing van het hoofd om de verticale as. Hetzij het hoofd die bewegingen actief, hetzij ze passief volbrenge, de oogen toonden de neiging, meer of min aan de voorwerpen te blijven hangen, en hunne bewegingen zijn minder extensief dan die van het hoofd. Het komt er maar op aan, dat het niet in onze bedoeling ligge, een peripherisch punt te fixeeren, maar enkel het hoofd te bewegen. De proef met het tusschen de tanden geklemde staafje is ook hier weer beslissend. Kon men nu verder gemakkelijk met het lichaam tuimelen om een dwarse as, dan zouden zich hoogst waarschijnlijk verschijnselen opdoen, analoog aan die bij het draaien om een verticale as: zittende op het touw van een schommel, kan men dergelijke bewegingen zeer wel uitvoeren, en beoefenaars der gymnastiek zonden ons hunne waarnemingen daarbij kunnen mededeelen. Maar iets analoogs hebben wij reeds, wanneer we met sterk gebogen hoofd, zoodat het aangezicht horizontaal ligt, den blik op den grond gevestigd, ons naar voren en achteren bewegen.

In de eerste plaats merken wij dan op, alweder met het tusschen de tanden geklemde staafje, dat bij die sterke

buiging van het hoofd de oogen niet volkomen gevolgd zijn, maar wat meer naar voren op den bodem zijn gericht, dat de oogen dus naar boven zijn gedraaid. En verder, dat bij het voortbewegen zoowel als bij het terugbewegen van het lichaam de oogen de neiging hebben, het voorbijschuivende vlak te volgen, om telkens stootsgewijs tot hunnen primitieven stand in de orbita terug te keeren.

Eindelijk, wanneer men, bijv. in een wagen, passief voor- of achteruit bewogen wordt en den blik terzijde heeft gericht, ondervindt men moeite, om door abstractie van alle voorwerpen de oogen bewegeloos in de orbita te fixeeren: telkens blijven ze als aan de voorwerpen hangen, om dan weêr een kleinen sprong te doen. Bij gesloten oogen duren al die verschijnselen meer of minder voort, en waarschijnlijk zal men ze ook bij blinden aantreffen, bij welke Breuer ze voor draaiing in het horizontale en sagittale vlak heeft geconstateerd.

Het algemeene resultaat is, dat de oogen de neiging hebben, de verschuiving der beelden over het netvlies, tengevolge der bewegingen van het hoofd of van het lichaam, door eigen bewegingen voor een deel te compenseeren.

III. BETEEKENIS DER ROLBEWEGINGEN.

Zooals Hueck de rolbeweging meende te hebben waargenomen — een totale compensatie tot 28° — moest hij tot de voorstelling geraken, dat tot juiste oriënteering een onveranderde richting der meridianen bij kleine overhelling van het hoofd een noodzakelijke voorwaarde is. Bij John Hunter was dan ook reeds hetzelfde denkbeeld opgekomen. Vreemd was het alleen, dat nu bij 28° op eenmaal een andere orde van zaken intrad, waarbij de voorstelling omtrent de richting in de buitenwereld, — dit kon Hueck zich niet ontveinzen, — toch ook niet zoo gebrekkig was. Maar wij weten nu, dat de feiten, waarop Hueck zijn theorie baseerde, onjuist zijn, en daarmede vervalt natuurlijk de theorie zelve.

Maar kan er in de theorie van Hueck niet een juist beginsel verborgen liggen? En staat de partiëele rolbeweging niet in werkelijk verband met de zich ontwikkelende voorstelling van richting? — Dit moge nader blijken.

Nagel, die de rolbeweging als een partiëele had erkend, — als eene fractie slechts compenseerende van de overhelling van het hoofd, — daarbij echter alleen de blijvende niet de voorbijgaande had opgemerkt, schreef aan die rolbeweging een geheel andere beteekenis toe. Zij zou, namelijk, dienen, om ons den stand van het

hoofd en secundair dien van het geheele lichaam tot bewustzijn te brengen, en zoodoende niet alleen de richting der ons omringende voorwerpen juist doen beoordeelen, maar tevens een gewichtige factor zijn tot ondersteuning van het evenwichtsgevoel. „Führt z. B.", zegt Nagel, „das Auge bei jeder nach den rechten Schulter hin um 6° „statt findenden Kopfneigung allemal eine Raddrehung „nach links um 1° aus, so ist aus dem Betrage der „stattgefundenen Raddrehung in jedem Moment ein „Schluss auf die Stellung des Kopfes zu machen und „danach die Localisation des Gesehenen zu vollziehen." De rolbewegingen zouden nu door hetzelfde centrum kunnen geregeld worden, als ook de overige bewegingen, die het behoud van het evenwicht ten doel hebben, beheerscht.

Deze hypothese getuigt van veel vindingskracht; maar ze schijnt ons toch niet gerechtvaardigd. Wij begrijpen niet, hoe dat centrum eene aan de overhelling van het hoofd geëvenredigde rolbeweging zal uitvoeren, zonder op de een of andere wijze nauwkeurig onderricht te zijn omtrent de overhelling van het hoofd, en die rolbeweging kan dan slechts een uiting zijn van een kennis, die ons ook reeds op andere wijze was geopenbaard. Of wel, vat men de rolbeweging als geheel onbewust en onwillekeurig op, dan zal ze ook aan onze voorstelling niets kondschappen, daar toch niet de acte der contractie, maar alleen de willekeurige impulsie daartoe ons tot bewustzijn komt. Maar bovendien, en dit bezwaar ligt buiten alle theorie, wordt het doel, dat Nagel zich voorstelt, hoogst onvolkomen bereikt. Dit bewijzen de proeven van Aubert 1). Hij ontdekte bij toeval, dat men bij overhelling van het hoofd de richting eener

1) Virchow's Archiv. B. XX. 1861. pag. 381.

lichstreep, in een overigens donker vertrek, zeer onjuist beoordeelt. Wat verticaal is, schijnt in het algemeen naar de tegengestelde zijde over te hellen, en een lijn moet vrij aanzienlijk naar dezelfde zijde neigen als het hoofd, om voor verticaal gehouden te worden. De afwijking vond Aubert des te grooter, hoe meer het hoofd ter zijde neigde, om bij eene overhelling van meer dan 135° weer te verminderen.

Bij de verklaring dier afwijking, heeft men de twee factoren in aanmerking genomen, die de voorstelling bepalen: het oordeel omtrent de aangenomen neiging van het hoofd en dat omtrent den getroffen netvliesmeridiaan. Aubert stelt het voor, alsof men zich zijnen stand niet juist zou herinneren; Helmholtz 1), alsof men zijne neiging zou te gering schatten. Ik kwam daarentegen tot de conclusie, dat men zich zijner neiging zeer wel bewust zijn kan; maar dat de daarbij getroffen meridiaan zeer wisselvallige aanwijzing geeft. Trouwens had ook Aubert zich reeds voor den spiegel overtuigd, dat hij ongeveer de helling weet in te nemen, die hij zich voorstelt; en om dan toch aan de overhelling de schuld te geven van het onjuiste oordeel, moet hij aannemen, dat men zijne neiging langzamerhand vergeet. Ik heb mij geruimen tijd met proeven omtrent dit gewichtig onderwerp bezig gehouden, waaraan ook prof. Donders en dr. Böckmann deelnamen. Wij bedienden ons van een uit een rij inductie-vonken samengestelde lichtlijn, die, langs een graadboog draaibaar om haar middelpunt, door den proefnemer door het trekken aan een paar koorden zoo kon worden ingesteld, als hij meende voor verticaal of horizontaal te moeten houden. Hiermede experimenteerden wij, in een

1) Physiol. Optik. pag. 618

overigens donkere kamer, vooral bij horizontale ligging. Wij waren ons dezer ligging volkomen bewust, stelden ze ons duidelijk voor en trachtten ze ook soms opzettelijk in aanmerking te nemen. Maar, in weerwil hiervan, gaven wij aan de lijn, om ze verticaal te doen schijnen, altijd een neiging van 20° tot 50° naar de zijde, waarheen wij overhelden. Het is dus klaar, dat het netvlies ons in den steek liet. Dit bleek ook verder uit het wankelend oordeel, zoodat we dikwijls niet recht wisten, hoe in te stellen, en nog meer uit de schommelingen, die de lijn vaak onderging, dermate bedriegelijk, dat wij soms geloofden, ware draaingen der lijn te zien, en geneigd waren, onze adsisteerende vrienden te vragen, of ze ons ook op de proef stelden. In hoeverre daarbij schommelende rolbeweging in het spel is, durf ik niet te beslissen. — Andere proeven deden wij, in staande of zittende houding, met een koker voor het aangezicht, bij daglicht, den blik op een gelijkmatig vlak gericht. Hierbij kwam het wankelende in zooverre nog sterker uit, als aanvankelijk de verticale lijn de neiging van het hoofd eenige graden scheen te volgen, om dan eerst naar de tegengestelde zijde over te hellen, zoodat deze, om zich verticaal te vertoonen, nu ook naar dezelfde zijde overhellend moest worden ingesteld. In die aanvankelijke meêbeweging van de verticale lijn meenden wij iets van de voorbijgaande rolbeweging te herkennen.

Eindelijk ook overtuigden wij ons, dat men in de beoordeeling der neiging van het hoofd geen fouten maakt, in staat, om van de groote afwijking in de instelling der verticale lijn rekenschap te geven. De beste methode, om het oordeel, over onze neiging te toetsen, is deze, dat men een lijn vertoone, om daarop, hetzij in het duister, hetzij ziende, de helling dier lijn te doen aannemen,

of, omgekeerd, aan eene draaibare lijn eene helling late geven, gelijk aan de voorafgegane overhelling van het hoofd: de helling van het hoofd wordt hierbij afgelezen met een zinklood voor een in den mond geklemden graadboog. Wij herhalen, dat de hierbij gemaakte fouten in geen vergelijking komen met die in het beoordeelen van den verticalen stand eener lichtlijn in het duister. — Wij vonden nog menige bijzonderheid, onder anderen, dat na geneigd te zijn geweest, het aannemen van een verticalen stand in het duister een vrij groote fout kan insluiten, waarbij dan tevens het oordeel over de verticale richting der lichtlijn te wenschen overlaat. Maar deze en andere feiten gaan wij met stilzwijgen voorbij, omdat wij het onderzoek nog wenschen voort te zetten, en, als niet in zijn geheelen omvang tot het hier behandelde onderwerp behoorende, later afzonderlijk wenschen mede te deelen. Hier was het ons genoeg, duidelijk te doen uitkomen, dat, terwijl in opgerichten stand onze voorstelling van verticaal en horizontaal vrij nauwkeurig, die van andere hellingen, zoo niet in absoluten zin, toch in betrekking tot gene, alleszins voldoende is, de getroffen meridiaan, althans in het duister, waar bekende voorwerpen ons oordeel niet langer tot richtsnoer strekken, een hoogst onvolkomen voorstelling geeft van de helling, die hem in opgerichten stand bij het normale zien toekwam 1).

1) Duizenden hebben zich in de laatste jaren kunnen overtuigen, dat bij passieve beweging langs een hellend vlak in de vrije natuur, wij bedoelen op den spoorweg van de Rigi, de aan den wagen ontleende voorstelling van verticaal ons huizen en zelfs boomen en menschen hellende doet zien, als dreigden ze om te vallen. Hier zijn de gezichtsindrukken in den wagen in overeenstemming met de overhelling van het lichaam, en dragen er zeker toe bij, om de voorstelling van helling van het hoofd uit te wisschen.

Terugziende op de verklaring van Nagel, mogen wij nu wel constateeren, dat, zoo de rolbeweging van het oog ons al eenige voorstelling mocht geven omtrent de neiging van het lichaam, (ik zou zeggen, als repetitor in miniatuur), wat wij principiëel bestreden, in elk geval die aanwijzing ons in absoluten zin (in het duister) weinig baten kon, en bij het gewone zien weinig behoefde te te baten, om ons een juiste voorstelling van het geziene bij te brengen.

De verklaring, die wij van het verschijnsel der rolbeweging meenen te kunnen geven, en de ontwikkeling, die wij hier daarvan laten volgen, is het resultaat van herhaalde gesprekken, met mijn promotor prof. Donders gehouden, wiens gevoelen ik alzoo meen, daarmede ook uit te drukken. In het tweede hoofdstuk lieten wij die verklaring reeds doorschemeren. Al de daar bijeengebrachte feiten wijzen er op, dat er bij de bewegingen van het hoofd en van het lichaam een neiging bestaat, om deze door oogbewegingen te compenseeren, een neiging dus, om voorwerpen, die werkelijk in rust zijn, zoolang het ons niet te doen is om andere voorwerpen te zien, aan dezelfde punten van het netvlies gebonden te houden. Bij de gewone bewegingen van het hoofd komt die neiging sterk uit. Levendige personen, met wie wij in gesprek zijn, maken voortdurend allerlei gesticulaties met het hoofd en houden daarbij meestal onveranderd den blik op ons gevestigd, — laten hem hoogstens, onafhankelijk van de hoofdbeweging, afwisselend van het eene op het andere oog overspringen, zonder meer. Velerlei mechanische arbeid vordert bewegingen van het hoofd, terwijl de blik voortdurend op hetzelfde punt moet gericht blijven: ook hier zijn de compenseerende oogbewegingen onmiddellijk en gelijktijdig gegeven. Het is inderdaad het tegengestelde

van hetgeen wij zien gebeuren, wanneer een indirect gezien punt onze aandacht en daarmede den blik tot zich trekt. De oogen snellen derwaarts, maar het hoofd, ja het geheele lichaam werken in gelijken zin en volbrengen een deel van den weg: de associatie is zoo dringend, dat er veel wilskracht vereischt wordt, om ze te overwinnen.

In dit synergisch verband tusschen de bewegingen van het hoofd en de oogen ligt iets wettigs, en het onderzoek daaromtrent heeft alleszins belangrijke uitkomsten opgeleverd, die Dr. Ritzmann (verg. bl. 161.) zich zeker voorbehoudt later mede te deelen. Doch even sterk is de compenseerende associatie, die wij hier ter sprake brachten en tot verklaring der rolbeweging inriepen.

Neigen wij het hoofd langzaam naar den schouder, terwijl wij bijv. een verticale lijn beschouwen, dan schijnt die aanvankelijk iets mee te bewegen, om vervolgens genoegzaam haar richting te behouden. Wij weten, dat het oog daarbij de helling van het hoofd grootendeels volgt, dat, zoodoende, de verticale lijn achtereenvolgens in meridianen komt te liggen, die aan de sterker en sterker naar de tegengestelde zijde overhellende verticale lijnen beantwoorden, en dat, bij gevolg, wanneer de bewuste overhelling niet in rekening werd gebracht, de verticale lijn naar de tegenovergestelde zijde zou schijnen te neigen, in zoover van de getroffen meridianen een absolute aanwijzing mocht uitgaan. Dit nu geschiedt niet, en wij corrigeeren dus den overgang op andere meridianen door de voorstelling, dat wij het hoofd ter zijde neigden. Maar voor een lichtlijn in het duister is die voorstelling ons gebleken ontoereikend te zijn: de verticale lijn schijnt naar de tegenovergestelde zijde over te hellen en, om verticaal te schijnen, moet een lijn naar dezelfde zijde neigen als het hoofd. De indruk van voorwerpen, wier

richting wij kennen, moet dus die voorstelling, zal ze strooken met de werkelijkheid, krachtig ondersteunen.

Maar er is meer. Zoodra de willekeurige overhelling, in plaats van langzaam, snel geschiedt, draait de verticale lijn om het gefixeerde punt naar de tegengestelde zijde, en volvoert men die bewegingen afwisselend links en rechts met eenige snelheid, dan beantwoordt de verticale lijn die met bewegingen rechts en links.

Die schijnbewegingen zouden nog sterker zijn, wanneer ze niet voor een deel door de rolbeweging werden gecompenseerd. De verschuiving der beelden naar andere meridianen wordt er door verminderd. Zoo weinig absolute aanwijzing als de meridianen ons omtrent helling geven, zoo nauwkeurig verraden ze bij vergelijking de hoeken, waaronder twee lijnen zich in het gefixeerde punt kruisen; en wanneer nu met betrekkelijk groote snelheid de overgang van een beeld van den eenen op een anderen meridiaan plaats heeft, dan kan het niet bevreemden, dat die overgang, ondanks het compenseerend bewustzijn der hoofdbeweging, als schijnbeweging tot voorstelling komt. Maar dan is het tevens in harmonie met de wederzijdsche adaptatie der levensfunctiën, dat rolbeweging daaraan zooveel mogelijk te gemoet komt. En werkelijk blijkt deze zich in dien graad te hebben ontwikkeld, dat ze voor de gewone bewegingen van het hoofd een voldoend auxiliair tot compensatie is. Dat ze bij snelle bewegingen, zooals wij aantoonden, zich als voorbijgaande rolbeweging sterker ontwikkelt, die eerst na een secunde of langer verdwijnt, is het zekerst bewijs, dat de neiging tot compensatie aan de rolbeweging ten gronde ligt, en geeft ons het recht, ze hiermede genetisch verklaard te achten. Waar nu een genetische verklaring gevonden is, behoeven wij wel niet naar een

andere te zoeken. Sommige punten schijnen echter nog eenige toelichting te behoeven.

Wij noemden de rolbeweging eene willekeurige, in den zin, die aan willekeurige beweging in het algemeen te hechten is. De spier-contractie zelve is, namelijk, nooit willekeurig: willekeurig is alleen het doel, dat wij ons voorstellen te bereiken, terwijl de middelen, innervatie en contractie, zoowel als het mechanisme, geheel buiten ons bewustzijn (wat ook genetisch te verklaren is) in de dienst treden van het ons voorgestelde doel. Het proces is geheel spontaan; want ook de voorstelling vraagt niet naar haren oorsprong en brengt zich zelve niet tot bewustzijn. Het is het spontane voortgeleiden over den gebaanden weg. Dat wilsuiting hare rol speelt, bemerken wij eerst, waar het bereiken van het doel hinderpalen ontmoet. Dan moeten wij die hinderpalen wegruimen en met overleg den weg zoeken. Wij noemen dat oefening, en oefening is de grondslag der harmonie en van hare volmaking tusschen de verschillende levensfunctiën in betrekking tot elkander en vaak ook in betrekking tot de buitenwereld. De oefening is volkomen, als de weg gebaand is en het geheele proces spontaan verloopt. Dan merken wij niets meer van de willekeurige impulsie, dan geldt daarvan hetzelfde als van de zoogenaamde onbewuste besluiten: het bewegingsproces staat buiten den wil, de voorstelling (het zoogenoemde besluit) buiten het bewustzijn. Maar beide zijn onder bepaalde voorwaarden geworden en handhaven zich nu ook slechts, waar deze voorwaarden gegeven zijn. Zoo is het met de rolbeweging bij zijdelingsche overhelling, die slechts de gewone bewegingen van het hoofd voldoende helpt compenseeren en onvoldoende blijkt te zijn, waar het snelle bewegingen of het beoordeelen der richting eener lichtlijn in het

duister betreft. De plastische werking der oefening in het individu of althans in het geslacht zou ook hierover zegevieren, bijaldien die omstandigheden tot normale levensvoorwaarden werden.

Er is nog een andere reden, waarom de rolbeweging ook in den gewonen zin van het woord zich minder als willekeurige beweging aan ons voordoet: 't is, omdat wij het mechanisme en zelfs ook het effect daarvan niet duidelijk opmerken. Bij het kauwen ontgaat ons niet de beweging der kaken, bij de stem evenmin de spanning in het strottenhoofd als de voortgebrachte klank. Wat er bij de accommodatie gebeurt, is niet minder willekeurig; maar hierbij blijft het mechanisme reeds voor ons verborgen, en wij bemerken slechts het effect in het duidelijk zien op een gegeven afstand. Nog meer is de rolbeweging aan onze waarneming onttrokken. Wanneer ze uitbleef, zouden wij, bij gewone bewegingen van het hoofd, schommeling der voorwerpen zien, en bij paralyse van den musculus obliquus superior ligt in de gestoorde rolbeweging zeker een belangrijke factor van de gezichtsduizeligheid. Maar wij bemerken de rolbeweging niet en missen het criterium van vergelijking, dat ze ons zou aanschouwelijk maken. Behoort ze daarom tot eene andere kategorie als de gewone willekeurige bewegingen? Geenszins! Het willekeurige blijkt vooral voor de symmetrische rolbeweging, die zich zou duidelijk ontwikkelt ten behoeve van het binoculaire zien, wanneer de verticale halfbeelden een te grooten hoek met elkaar vormen 1). Hier is ook het effect voor ons merkbaar in het samenvallen der lijnen. Een reflexie mag dit in geen geval

Verg. van Moll, over de normale incongruentie der netvliezen. Diss. inaug. 1874 p. 51.

heeten, omdat het de waarneming der indrukken als noodzakelijk onderstelt, die bij de zuivere reflexie kan ontbreken. De paralelle rolbeweging, bij overhelling van het hoofd, behoort tot die willekeurige bewegingen, die wij geassociëerde plegen te noemen: wij neigen het hoofd naar den eenen of den anderen schouder en tegelijkertijd voeren wij de voor een deel compenseerende rolbeweging uit. De neiging en de rolbeweging zijn zoo innig aan elkander verbonden, dat, wanneer door verlies van evenwicht, of ook slechts door voorstelling van het verlies van evenwicht, compenseerende bewegingen van het hoofd worden uitgevoerd, de oogen daarin deelen. Wij zien dit bij de voorstelling van beweging van het lichaam als gevolg van draaiing om deze of gene as, waarbij de compenseerende hoofdbeweging zich met beweging der oogen, respective met rolbeweging, kan verbinden. Wij bemerken het evenzeer, wanneer bij het doorvoeren van een constanten stroom door de hersenen het gevoel van omslaan naar de zijde der kathode wordt opgewekt: de proeven, daaromtrent door Hitzig genomen, vonden wij op ons zelven volkomen bevestigd, wat betreft de beweging van het hoofd en de geassociëerde rolbeweging, aan de zich ontwikkelende voorstelling verbonden.

Die associatie ook is het, die de aan beweging van het lichaam of van het hoofd gebonden draaiing der oogen onafhankelijk van de indrukken der netvliezen doet voortbestaan, waarom zij bij gesloten oogen, bij blinden, ja zelfs bij blindgeborenen voorkomen. Hieruit te besluiten, zooals geschied is, dat zij niet met de netvlies-indrukken samenhangen, verraadt gebrek aan inzicht in den oorsprong der harmonie onzer verrichtingen.

Onze verklaring der rolbeweging komt dus daarop neer, dat zij zich, evenals vele andere bewegingen, in den

loop der tijden, in het phylon, ontwikkeld heeft, uit de neiging, om voorwerpen, die in rust verkeeren, bij de beweging van het hoofd of van het lichaam in onze voorstelling aan hunne plaats te binden. Wij hebben gezien, hoe onder de gewone voorwaarden in dit opzicht het wenschelijke is bereikt, en hoe onder buitengewone voorwaarden de pogingen, om daaraan te voldoen, niet uitblijven. In dit laaste vooral ligt het bewijs voor de juistheid onzer beschouwingen.

Met eene genetische verklaring, als wij hier trachtten te geven, moet men, onzes inziens, zich voorshands tevreden stellen: de mogelijkheid, om het psycho-physiche mechanisme dieper te doorgronden, wacht op een andere phase onzer kennis.

Wij hebben nog rekenschap te geven van de staande of blijvende rolbeweging Zij stijgt met de overhelling van het hoofd, maar, zooals de curven (bl. 139) toonen, die de resultaten uitdrukken onzer onderzoekingen, in afnemende verhouding. Zij schijnt dan echter voor iedere helling zeer lang constant te blijven: de vermindering, die wij na een uur tijds meenden te vinden, is gering en daarom te onzeker, om aan die constantie afbreuk te doen.

Wat is nu hare beteekenis?

Het komt ons voor, dat daarin een tegemoetkoming ligt aan de voorwaarden eener juiste voorstelling der richting in de ruimte. Wij weten, dat bij het vrije zien der omgevende voorwerpen, in iedere houding des lichaams, de voorstelling correct blijft. Maar voor snelle verandering der houding geldt dit niet: dan is, zooals wij zagen, ook een sterke, voorbijgaande rolbeweging niet in staat, met die verandering gelijken tred te houden. Is deze nu echter voldongen, en staat het hoofd weer stil, dan doet het bewustzijn van den stand zich weder

gelden. Maar dat dit ook nog wel eenigen auxiliairen factor behoeft, bevreemdt ons niet, wanneer we ons herinneren, dat, ondanks dien steun, het bewustzijn der overhelling bij de beoordeeling der richting eener lichtlijn in het duister, tegenover de indicatie van den getroffen netvliesmeridiaan, te kort schiet.

De beteekenis der blijvende rolbeweging is dus wel deze, dat zij, zoover haar onder velerlei invloed ontwikkeld mechanisme zonder inspanning toelaat, bij zijdelingsche overhelling een factor levert voor onze voorstelling omtrent richting.

Het is voorts duidelijk, dat de blijvende rolbeweging, bij overhelling van het hoofd, eene andere innervatie der oogspieren onderstelt als bij gelijken primairen stand (evenwijdige horizontaal gerichte bliklijnen, loodrecht op de grondlijn) in opgerichte houding. Nu is het de vraag, of, bij die overhelling, desniettemin de bewegingen naar de wet van Listing geschieden, en of een gelijke verandering der innervatie een te voren indirect gezien punt nu tot fixatie brengt. Zoo niet: zou dan in de daarbij geëischte impulsie niet een aanwijzing gelegen zijn voor de bestaande rolbeweging en de daarmeê correspondeerende houding van het hoofd? — Prof. Donders zou gaarne gezien hebben, dat deze door hem opgeworpen vraag nader door mij ware onderzocht geworden. Maar het punt reeds omtrent de toepasselijkheid der wet van Listing bleek, bij de methoden, waarover wij beschikken kunnen, nauwelijks voor scherpe beantwoording vatbaar te zijn, en ik moest daarom voorhands het vraagstuk laten rusten. Zooveel is ons evenwel gebleken, dat de onjuiste voorstelling omtrent richting, zoowel in het duister, als bij dag tegenover een wand met schuinsche lijnen, op de zijde liggende gezien, door

beweging van den blik van het eene punt naar het andere niet, of althans weinig gecorrigeerd wordt. Trouwens wij experimenteeren hier onder abnormale voorwaarden. En de negatieve uitkomst geeft ons geen recht, de aanwijzing der gewijzigde impulsies uit te sluiten ook voor de gewone voorwaarden, waaronder wij zien, voorwaarden, onder welke alléén de invloed der oefening van individu en geslacht werkzaam was. 't Is daarom meer dan waarschijnlijk, dat ook langs dezen weg de blijvende rolbeweging het bewustzijn der overhelling helpt bepalen.

Toen, ruim 50 jaren geleden, Flourens 1) de functie der samenstellende deelen van het gehoororgaan langs den weg der vivisectie onderzocht, werd hij bij het doorsnijden der halfcirkelvormige kanalen, bepaaldelijk bij het doorsnijden der vliezige kanalen, door even vreemde als onverwachte verschijnselen getroffen. De dieren (duiven vooral, maar ook konijnen) maakten slingerende en zelfs tuimelende bewegingen, verschillende in richting bij kwetsing van de horizontale en van de verticale kanalen. Flourens vergelijkt ze bij het verlies van evenwicht en stabiliteit der bewegingen na draaiing om zich zelf of na hevig schudden van het hoofd. Soortgelijke verschijnselen had hij gezien bij kwetsuur der kleine hersenen. Het lag dus voor de hand, aan een inwerking op deze te denken. Maar zorgvuldig vermeed hij iedere schudding van dit orgaan en overtuigde zich ook meer dan twintig malen, door een nauwkeurig onderzoek, dat de kleine hersenen volkomen ongedeerd gebleven waren. Blijkbaar was dus de grond der verschijnselen in de

1) Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux. 2me édition. Paris 1842 pag. 438.

half cirkelvormige kanalen te zoeken. Maar hoe ze te verklaren?

Flourens sprak van een pijnlijk verhoogd gevoel van het gehoor, en verder dachten ook de meesten, die de proeven van Flourens herhaalden, niet. Een eigenlijke theorie bracht eerst Goltz 1) te berde: in de half-cirkelvormige kanalen, daargelaten of ze ook beteekenis hebben voor het hooren, ziet hij „Sinnesorgane für das Gleichgewicht des Kopfes und mittelbar des ganzen Körpers." De zenuweindigingen der ampullae zouden, naar gelang van den stand van het hoofd, een verschil van drukking van de zijde der endolymphe ondervinden, en die drukking nu zou ons den stand van het hoofd tot bewustzijn brengen. Dezelfde theorie, met verschillen slechts van het mechanisme der prikkeling, werd bijna gelijktijdig ontwikkeld door Mach 2), door Breuer 3) en door Brown 4). De leer is deze: „dass die Am- „pullennerven, vermöge ihrer specifischen Energie, jeden „Reiz mit einer Drehempfindung beantworten". In de handen van Mach, aan wien deze laatste formule werd ontleend, heeft de theorie een wetenschappelijken vorm aangenomen, daarop gegrond, dat de inhoud van het inwendig gehoor bij bewegingen der dieren „das Schwerpunkt und Flächenprincip zu erfüllen strebt", dat zoowel de „Progressiv-" als de „Winkel-Beschleunigung" tot een mechanische werking op de zenuw-eindigingen der ampullae

1) Ueber die physiol. Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Pflügers Archiv. Bd. III. pag. 172.

2) Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875 (sic).

3) Ueber die Function der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Medicinische Jahrb. I Heft. 1874.

4) On the sense of rotation. Journal of anatomy and physiology. vol. VIII.

aanleiding geeft. Hij onderzocht verder alle mogelijke factoren, waardoor wij kennis zouden kunnen krijgen van onzen evenwichtstand, en dit voert hem ook per exclusionem tot de halfcirkelvormige kanalen. Wacht de theorie nog op een streng bewijs, wij achten ze geenszins weerlegd door de bezwaren, vooral door Böttcher 1) daartegen ingebracht. Er ligt iets verleidelijks in de voorstelling, dat de halfcirkelvormige kanalen een orgaan vertegenwoordigen, welks energie ons de beweging en het evenwicht van ons lichaam tot bewustzijn brengt en langs dien weg compenseerende bewegingen uitlokt. Wij hebben echter eene bedenking, die in nauw verband staat met het door ons behandelde onderwerp. Bedriegen wij ons niet, dan is bij de genoemde schrijvers de neiging te erkennen, om alle bewegingen van het oog, die het gevolg zijn van bewegingen van het hoofd of van een veranderden evenwichtstoestand, uit dat zoogenoemde evenwichtsorgaan af te leiden. Breuer vooral gewaagt telkens van reflex-bewegingen, ten gevolge van prikkeling van de zenuwen der ampullae. Vooreerst merken wij op, dat het woord *Reflex* hier niet in den gewonen zin gebruikt is. Reflex wordt ondersteld zonder bewustzijn te kunnen verloopen, en bij de prikkeling van het evenwichtorgaan daarentegen is de gevolgde beweging onafscheidelijk van de voorstelling. En dit brengt ons tot het cardinale punt: de voorstelling zelve is de voorwaarde der beweging, en iedere factor, die de voorstelling uitlokt, bepaalt daarmeê tevens de daarvan afhankelijke beweging. Zoo staat het voor ons vast, dat alle kleine hoofdbewegingen, bij het fixeeren van een voorwerp, gelijktijdig

1) Ueber die Durchsneidung der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Archiv für Ohrenheilkunde von Tröltsch. Bd. 9 pag. 2.

door geassociëerde beweging der oogen gecompenseerd worden. Wij merken dit op bij draaiingen van het hoofd om de verticale en horizontale as. En er bestaat geen de minste reden, om dit niet evenzeer van toepassing te achten op de rolbewegingen, die aan zijdelingsche overhelling van het hoofd verbonden zijn. Moest hier door beweging van het hoofd een spanning der endolymphe voortgebracht en aan de ampullae meêgedeeld worden, om eerst dan reflex-beweging uit te lokken, dan zou deze allicht $^1/_{10}$ seconde achterblijven, en iedere beweging van het hoofd zou beginnen, met het fixatiepunt te veranderen. Bij de willekeurige beweging schrijven wij dus de bewegingen van het hoofd en van de oogen aan gelijktijdige, of, indien men wil, aan een en dezelfde gecompliceerde impulsie toe. Ook waar wij bij zekere schommelingen het moment eener passieve beweging kunnen voorzien, weet de impulsie het juiste moment voor de spiercontractie te treffen, vóór die passieve beweging haren invloed nog doet gevoelen. In het algemeen wapenen wij ons met onzen wil tegen hetgeen wij voorzien, en de oogen zijn daarbij de zekerste wachters. Met gesloten oogen wordt de beste ruiter bij onverwachte sprongen van het paard uit den zadel geworpen. Alléén dus, waar de bewegingen van het hoofd niet voorzien zijn, zou wellicht aan het evenwichtsorgaan een plaats kunnen worden ingeruimd. Maar ook dan is het de vraag, of de verschuiving der beelden op het netvlies niet reeds spoediger en zekerder de correspondeerende bewegingen uitlokken.

Hiermede sluiten wij onze beschouwingen. Wij hebben de oogbewegingen, en meer in het bijzonder de rolbeweging, die aan bewegingen van het hoofd gebonden is, in hare ontwikkeling toegeschreven aan de neiging,

om de bewegingen der netvliesbeelden van rustende voorwerpen in meerdere of mindere mate te compenseeren, tevens erkennende, dat bij al het bevredigende, aan een genetische verklaring verbonden, het mechanisme van dat compenseerend verband voor alsnog buiten het bereik ligt van ons onderzoek. De bovenstaande beschouwingen voeren tot de uitkomst, dat ook het evenwichtsorgaan, zooals de laatste tijd het experimenteel en theoretisch trachtte te vindiceeren, niet geroepen schijnt, in dat mechanisme een belangrijke rol te vervullen.

NASCHRIFT,

OVER DE WET DER LIGGING VAN HET NETVLIES IN BETREKKING TOT DIE VAN HET BLIKVLAK,

DOOR

F. C. DONDERS.

Uit mijne in 1846 gedane onderzoekingen over de bewegingen van het oog 1), abstraheerde Helmholtz 2) de wet, dat, „wenn die Lage der Blicklinie in Beziehung „zum Kopfe gegeben ist, dazu auch ein bestimmter und „unveränderlicher Werth der Raddrehung gehört, welcher „unabhängig von der Willkühr des Beobachters und un„abhängig von dem Wege ist, auf welchem die Blick„linie in die betreffende Stellung gebracht ist."

Hij formuleerde ze nader, als volgt: „der Raddre„hungswinkel jedes Auges ist bei parallelen Blicklinien „eine Function nur von dem Erhebungswinkel und dem „Seitenwendungswinkel."

Men vraagt nu, in hoever deze wet, die Helmholtz de wet van Donders noemde, nog geldig is. Ik meen het antwoord hierop niet te mogen schuldig blijven.

---

1) Holl. Beiträge zu den anat. und physiol. Wissenschaften. Düsseldorf und Utrecht, p 105.

2) Handb. der physiol. Optik. p. 462.

Toen ik mijn onderzoek begon, meende men in het algemeen, dat met de richting der bliklijn de stand van het oog gegeven was. Bij rechtstandig hoofd althans werd op de richting der meridianen, bij de verschillende richting der bliklijnen, niet verder gelet. Ruete nu had opmerkzaam gemaakt, dat de richting der meridianen zich uit den stand der nabeelden liet afleiden. Hierop grondde zich mijne methode:

Een hel gekleurd lint, voor een verticalen wand loodrecht opgehangen, ter hoogte van het oog, werd bij rechtstandig hoofd met horizontale bliklijnen op een afstand gefixeerd. De verticale band vormde zoodoende zijn beeld in den verticalen of primairen meridiaan. Bewoog zich nu de blik in een verticaal of horizontaal vlak, dan behield deze meridiaan zijn verticalen stand. Maar wendde de blik zich rechts of links, en tevens naar boven of beneden, dan maakte het nabeeld op den wand een hoek met de loodlijn, die het gefixeerde punt sneed: uit dien hoek was de richting van den primairen meridiaan af te leiden. Het bleek nu, dat, onafhankelijk van den wil, aan iedere richting der bliklijn, langs welke omwegen ook tot stand gekomen, onveranderlijk een en dezelfde richting van den primairen meridiaan gebonden was.

Deze uitkomst, de kern der door mij gevonden wet, is onaangetast gebleven.

In de tweede plaats meende ik te vinden, in strijd met de bewering van Hueck, dat bij overhelling van het hoofd naar den schouder de ligging van het oog in de orbita onveranderd blijft.

Ik overtuigde mij, namelijk, dat een nabeeld, in den primairen stand aan den primairen meridiaan verbonden, bij de minste overhelling van het hoofd gereedelijk die

overhelling volgt. Wie de proef doet met een uitgespannen verticalen band zal den stelligen indruk krijgen, dat het nabeeld een gelijke overhelling aanneemt als het hoofd. De voorstelling van Hueck was hiermede weerlegd: volgens deze zou het nabeeld aanvankelijk zijn verticalen stand hebben moeten behouden, om bij 25° à 28° plotseling de overhelling van het hoofd aan te nemen.

Ik trachtte mij ook objectief te overtuigen, dat bij de overhelling van het hoofd de rolbeweging uitblijft. De schijnbare rolbeweging schreef ik toe aan veranderde richting der bliklijn. Om deze uit te sluiten, liet ik het oog zich zelf waarnemen in een spiegeltje, aan een mondstuk bevestigd, en terwijl zoodoende de richting der bliklijn in betrekking tot het hoofd onveranderd bleef, meende ik mij te overtuigen, dat de rolbeweging ontbrak.

De methode is, in beginsel, onberispelijk en werd, ook in betrekking tot andere vraagstukken, later veel aangewend; maar de waarneming liet te wenschen over. Met evenwijdige gezichtslijnen ziende, kon ik niet voldoende voor den afstand van het spiegelbeeld accommodeeren, en zoo ontging mij de kleine rolbeweging, die de zijdelingsche overhelling van het hoofd vergezelt. Ik heb thans (vergelijk bovenstaande verhandeling van Dr. Mulder, bl. 147) de methode verbeterd, door, in plaats van een plat spiegelglas, een biconvexe lens als spiegel te nemen, en hiermede is mij gebleken, dat, wel is waar, het oog bijna volkomen de overhelling van het hoofd volgt, maar dat toch ook een geringe rolbeweging te zien is.

Ook met behulp der nabeelden heb ik mij van die rolbeweging overtuigd. Gelijktijdig de overhelling van het hoofd en die van het nabeeld bepalende, heb ik ge-

vonden, dat zij slechts schijnbaar volkomen aan elkander gelijk zijn, dat, namelijk, de helling van het nabeeld bij die van het hoofd eenige graden achterblijft.

Het is dus bewezen, dat, afgezien van de door Mulder onderzochte voorbijgaande rolbeweging, aan iedere overhelling van het hoofd een zekere blijvende rolbeweging eigen is. Javal heeft de verdienste, daarop het eerst te hebben opmerkzaam gemaakt. Hij dwaalde dáárin, dat hij de rolbeweging als compenseerend beschouwde en de theorie van Hueck in bescherming nam.

Deze uitkomst bewijst, dat de door Helmholtz geabstraheerde wet slechts voorwaardelijk geldt. Zij geldt, in de eerste plaats, onder de voorwaarde, dat het sagittale vlak verticaal gebleven is. Zij kan dus luiden: „der „Raddrehungswinkel jedes Auges ist bei parallelen Blick- „linien und verticaler Sagittalebene eine Function nur „von dem Erhebungswinkel und dem Seitenwendungs- „winkel.” Maar men kan zich gemakkelijk overtuigen, dat zij evenzeer geldt voor elken anderen stand van het sagittale vlak, en zij kan dus algemeener geformuleerd worden, als volgt: „der Raddrehungswinkel jedes Auges „ist bei parallelen Blicklinien, für jede gegebene Neigung „der Sagittalebene, eine Function nur von dem Erhebungs- „winkel und dem Seitenwendungswinkel 1),”

Het zij mij vergund, nog een ander punt te releveeren,

1) Met de ontdekking der rolbeweging, aan de helling van het sagittale vlak verbonden, is een ruim veld voor onderzoek geopend. Voor gelijke richting der bliklijnen, in betrekking tot het hoofd, vordert iedere overhelling blijkbaar eene andere innervatie der spieren. Is nu, onder die gewijzigde innervatie, de primaire stand gegeven bij horizontaal gerichte bliklijnen, loodrecht op de grondlijn? En vindt men, uitgaande van dien stand, de wet van Listing van toepassing? —

dat niet tot de paralelle, maar tot de symmetrische rolbeweging betrekking heeft.

Ik bedoel den invloed der convergentie op den stand van het oog.

Helmholtz meende dat die invloed door mij was voorbijgezien. Van zijne twee formules der wet, aan het hoofd van dit naschrift te vinden, is de tweede door de toevoeging „bei parallellen Blicklinien" eene restrictie van de eerste. Die restrictie nu ontleende hij aan de proeven van Volkmann.

Hering 1) is van gelijke meening en laat ze nog scherper uitkomen. „Die Orientirung des Auges", zegt hij, „ist also nicht lediglich von der Lage seiner Ge-„sichtslinie im Blickraume abhängig, wie man das früher „annahm (Donders), sondern zugleich auch von der „Lage der Gesichtslinie des anderen Auges."

Intusschen was door mij, in mijne eerste mededeeling (l. c. p. 127), reeds uitdrukkelijk gezegd: „dass die Stel-„lung des verticalen Meridians und folglich die Muskel-„wirkung *bei gleich gerichteten Sehaxen* verschieden sein „kann, je nachdem das Auge für nahe oder entfernt lie-„gende Gegenstände accommodirt ist." En twee gevallen, met en zonder convergentie, vergelijkende, kwam ik tot de conclusie: „In beiden Fällen war die Richtung der „Sehaxe des *rechten Auges* durchaus dieselbe; und nichts-„destoweniger ist die Stellung des verticalen Meridians „verschieden." — Waarom? — Omdat de richting der bliklijn van het *linker oog* in beide gevallen niet dezelfde was.

1) Die Lehre vom binocularen Sehen. 1868. p. 57.

MANCHESTER MEDICAL SOCIETY

CONTRACTILITEIT EN DUBBELBREKEND VERMOGEN.

DOOR

Th. W. ENGELMANN.

De vraag, of contractiliteit overal aan de aanwezigheid van dubbelbrekende deeltjes gebonden is, heeft sedert de ontdekking van het dubbelbrekend vermogen der spieren door Boeck nog geen antwoord gevonden. Trouwens, zoo lang de drie typen van contractiliteitsverschijnselen, spier- trilhaar- en protoplasma-beweging, als even zoovele in beginsel verschillende elementaire processen van het organisch leven golden, had men weinig aanleiding tot het stellen dier vraag, te minder omdat men wist, dat velerlei weefselelementen — o. a. beenlamellen, bindweefselvezelen, emailprismen, hoorncellen — het licht dubbel breken, zonder toch een der genoemde bewegingsvormen te vertoonen. Na Brücke's klassieken arbeid mocht zelfs een causaal verband tusschen contractiliteit en anisotropie eerder onwaarschijnlijk heeten; want een der belangrijkste uitkomsten van dezen arbeid luidde, dat de optische constanten der disdiaklasten gedurende de contractie geenerlei merkbare wijziging ondergaan. Daarbij kwam, dat terloops van verschillende zijde te vergeefs getracht werd bij andere

contractile elementen, b. v. spiervezelen van infusoria en protoplasma, sporen van dubbelbrekend vermogen te ontdekken. Zoo behield dan voorloopig het voorkomen van anisotrope elementen in de spieren nauwelijks meer waarde dan die van een curiosum.

Het standpunt veranderde intusschen, toen het bewijs geleverd werd 1), dat in de dwarsgestreepte spieren uitsluitend de dubbelbrekende lagen als contractiel mogen beschouwd worden. Hierna was het geoorloofd te vermoeden, dat contractiliteit in 't algemeen aan de tegenwoordigheid van dubbelbrekende deeltjes zoude gebonden zijn. Dit vermoeden lag te meer voor de hand, als inmiddels door de ontdekking van talrijke overgangsvormen de vroeger aangenomen scherpe grenzen tusschen protoplasma- tril- en spierbeweging waren gevallen en daarmede de overtuiging zich gevestigd had, dat het moleculaire mechanisme van beweging in al deze gevallen in beginsel hetzelfde is. Direct empirisch getoetst is echter tot dusverre het zoo even uitgesproken vermoeden niet. In deze leemte te voorzien was de taak van ons hier volgend onderzoek.

Twee wegen werden voornamelijk ingeslagen: in de eerste plaats werden van de verschillende vormen van contractiele stof, die het *histiologisch systeem* onderscheidt, zoovele mogelijk met het oog op hare werking op gepolariseerd licht nagegaan, en ten tweede onderzocht, of bij de *ontwikkeling* der verschillende vormen contractiliteit en dubbelbrekend vermogen steeds hand aan hand gaan. Hierbij bleek het dikwijls noodzakelijk te zijn, op den bouw, de ontwikkeling en de functie der onderzochte anisotrope elementen nader in te gaan. In zooverre de hiertoe betrek-

1) Onderzoekingen gedaan in het physiol. labor. der Utrechtsche Hoogeschool. Derde Reeks II, 1873 blz. 204.

king hebbende resultaten met onze vraag in verband staan, mogen ze hier mede vermeld worden.

1. Spierzelfstandigheid van Hydra en Hydractinia.

Brengt men een levend exemplaar van Hydra, matig door een dekglaasje gedrukt, tusschen de gekruiste Nicols van het polarisatie-mikroskoop en stelt men den focus nauwkeurig op den rand van het lichaam — hetzij van lijf, voet of tentakels — dan ziet men tusschen ektoderm en entoderm, die in ieder azimuth donker blijven, een heldere overal ongeveer even breede streep. Hoe meer gecontraheerd het dier op de waargenomen plaats, des te breeder is de streep, in het meest gunstig geval ongeveer 0.003 mm. Het maximum van helderheid toont de streep bij eene neiging van $\pm$ 45° tegen de polarisatievlakken der Nicols (diagonale stand), voorondersteld dat de lengteas van het waargenomen lichaamsdeel in het vlak van het gezichtsveld ligt. Donker vertoont zich de streep, wanneer zij in de richting van een der polarisatievlakken ligt (orthogonale stand). Op doorsneden, loodrecht op de lengteas van het lichaam door ektoderm en entoderm gevoerd, zooals die vooral met een goed dubbelmes vrij gemakkelijk te verkrijgen zijn, blijft de streep steeds donker.

Deze feiten zijn verklaard, wanneer men aanneemt, dat de door Kölliker tusschen ektoderm en entoderm ontdekte overlangsche spiervezelen 1) dubbelbrekende elementen

1) Nadere bijzonderheden aangaande deze vezelen zie bij N. Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872. Volgens K. zijn ze contractiele uitloopers van zekere niet contractiele ektodermcellen, door K. om hunne vermoedelijk dubbele functie Neuromuskelzellen genoemd.

zijn, met éene optische as, die evenwijdig is aan de lengteas der vezelen. Neemt men verder aan, dat deze elementen met betrekking tot hunne lengteas positief dubbelbrekend zijn, dan zijn ook alle verschijnselen te verklaren, die bij het onderzoek in het gekleurde gezichtsveld worden waargenomen: zoo b. v. dat de spierlaag, na het tusschenplaatsen van een passend gipsplaatje blauw resp. geel op rooden grond zich voordoet, wanneer hare vezelen zoo georiënteerd zijn als gewone spiervezelen van behoorlijke dikte zouden moeten zijn, om dezelfde kleuren te vertoonen.

Intusschen bestaat ook de mogelijkheid, dat het dubbelbrekend vermogen niet of althans niet uitsluitend in de spiervezelen, maar in de eveneens tusschen ektoderm en entoderm gelegen homogene „Stützlamelle", ware gezeteld. Inderdaad heeft men eenig recht, om van deze lamelle effecten van dubbelbreking in den zin der hier waargenomene werking te verwachten. Want zij is hoogst waarschijnlijk als een eenzijdig gevormd uitscheidingsprodukt van cellen en wel van de entodermcellen op te vatten, dus histiogenetisch verwant met cuticulae, „basement membranes," eigen vliezen van klieren en andere dergelijke membranen, die meestal merkbaar, soms zelfs zeer sterk dubbelbrekend zijn. Toch is de kracht van dubbelbreking in ons geval te groot, dan dat men haar uitsluitend aan de „Stützlamelle" zoude mogen toeschrijven. Deze is namelijk zeer zwak lichtbrekend en bezit blijkbaar — dit laat zich vooral bij de tentakels van Hydra gemakkelijk constateeren — een buitengewoon groote uitrekbaarheid bij eene binnen zeer ruime grenzen zeer

---

Omtrent de juistheid van K.'s voorstelling durf ik niettegenstaande herhaald eigen onderzoek geen oordeel te vellen.

volkomene elasticiteit; zij is dus hoogst waarschijnlijk zeer rijk aan water. Hoe grooter echter het watergehalte, des te geringer is over 't algemeen het dubbelbrekend vermogen van georganiseerde lichamen. Aangezien nu de kracht van dubbelbreking der anisotrope laag tusschen ektoderm en entoderm van Hydra zeer aanzienlijk is, misschien niet veel geringer, dan die van de anisotrope stof der dwarsgestreepte spiervezelen van hoogere dieren, wordt het reeds om die reden zeer waarschijnlijk, dat behalve de „Stützlamelle" ook de spiervezelen van Hydra dubbelbrekend zijn.

Dit laat zich dan ook rechtstreeks bewijzen. En wel wordt het bewijs geleverd door het feit, dat spierfibrillen, na kortstondige maceratie van polypen in acid. hyperosmicum van 0.25°/₀, met behulp van fijne naalden in verband met ektodermcellen van de „Stützlamelle" geïsoleerd, nog duidelijke sporen van dubbelbreking kunnen vertoonen. Om ze waar te nemen, moesten de stukjes ektoderm, op wier ondervlakte de spiervezelen vastgehecht waren, door rollen onder het dekglaasje zoo geplaatst worden, dat er een aantal vezelen verticaal boven elkander en evenwijdig aan het vlak van het gezichtsveld lagen. Want enkele fibrillen gaven geen merkbaar effect, hetgeen trouwens ook bij de ongeveer even dikke geïsoleerde fibrillen der dwarsgestreepte spieren van gewervelde dieren niet het geval is. Uitstekende verlichting was buitendien noodig; zeer wenschelijk ook het inlasschen van een gipsplaatje.

Op volkomen dezelfde wijze — in denzelfden zin en naar het scheen met dezelfde kracht — optisch werkzaam vond ik de contractile laag tusschen ektoderm en entoderm bij eene op een Buccinum levende Hydractinia uit de Noordzee, die ik aan de goedheid van mijnen collega Harting heb te danken. Duidelijke vezelen waren

overigens in deze slechts even meetbaar dikke laag niet te onderscheiden.

2. Contractiele vezelen en protoplasma van infusoria.

Nergens onder de lage organismen ontmoet men een zoo groote verscheidenheid van contractile stoffen als bij de echte infusoria (Ciliata en Acinetina). In het morphologisch aan een enkele cel beantwoordend lichaam van vele soorten vindt men nagenoeg alle physiologische typen van contractile stof naast elkander, niet zelden zelfs elke type wederom door verscheidene vormen vertegenwoordigd 1).

1) Ter staving van deze uitspraak moge hier een kort overzicht over de verschillende modificaties van contractile stof bij de infusoria gegeven worden. Bij alle infusoria — bij de Acinetina althans tijdelijk — komen ten minste drie soorten van contractile stof voor: trilhaar-zelfstandigheid, meestal willekeurig bewegelijk; rhythmisch contractiel protoplasma, de wanden der contractile vacuolen vormende; en arhythmisch contractiel protoplasma, als spijsverteerend endoplasma (Haeckel), — de beide laatste vormen — hierin evenals in menig ander physiologisch opzicht met hart- en darmspier-zelfstandigheid der hoogere dieren te vergelijken — aan den directen invloed van den wil onttrokken. De trilhaar-zelfstandigheid treedt in talrijke modificaties, verschillende in type van beweging, op: snelle, meestal regelmatig periodieke bewegingen, vrij onveranderlijk van vorm en grootte, toonen de trilharen der adorale spiralen van de meeste Heterotricha, Hypotricha en Peritricha; binnen ruime grenzen, wat grootte, vorm en verloop aangaat, voor schakering door den wil vatbaar is de beweging der zelfstandigheid, waaruit de zoogenoemde griffels, hakens en borstels van Oxytrichina en Euplotina bestaan. In den vorm van rapide geisoleerde trekkingen uit zich de contractiliteit der lange borstels van Pleuronema chrysalis, Cyclidium glaucoma, Halteria grandinella e. a. — Naast trilharen vindt men niet zelden nog unduleerende membranen, welker bewegingen bijna in elk bijzonder geval door den wil ten aanzien van vorm, grootte, duur en frequentie,

De infusoria verdienen daarom ook in betrekking tot ons vraagstuk bijzondere belangstelling.

Met het oog hierop mocht men het eerst van de zoogenaamde steelspieren der Vorticellinen, als de blijkbaar hoogst ontwikkelde contractiele elementen der afgietseldiertjes, positieve uitkomsten verwachten. Wel is waar, had ik bij vroegere gelegenheden eenige malen de steel-

schijnen te kunnen gewijzigd worden, zoo bij Pleuronema, Cyclidium, Ophryoglena, Lembadion en vele Oxytrichina. — Het rhythmisch werkzaam protoplasma der contractile vacuolen toont eveneens veel verscheidenheden. Bij sommige soorten trekt het zich zeer langzaam en in lange pauzen samen (o. a. Stentor), bij anderen (b. v. Cyclidium) in korte intervallen en met groote snelheid. Nog grooter verscheidenheid bestaat ten opzichte van het endoplasma. Bij vele soorten (de meeste Hypotricha, vele Holotricha en Heterotricha) slechts uiterst traag in zijne bewegingen, stroomt het bij anderen met groote snelheid, evenals in in de cellen van Vallisneria en Chara, in constante, in zich zelve terugloopende banen, o. a. bij Paramaecium bursaria en aurelia, gedeeltelijk ook bij Stentor, óf — meer aan het protoplasma van gewone Amoebae herinnerend — in bestendig wisselende richtingen: zoo bij vele Vorticellina. In nog andere gevallen (Trachelius ovum) nadert het in zijne bewegingen tot de type van het protoplasma der haren van Tradescantia, Cucurbita, Urtica e. a. — Eindelijk komt het bij niet weinige soorten nog tot ontwikkeling van gevormde willekeurig bewegelijke contractile massa in de corticale laag van het lichaam, tusschen endoplasma en cuticula („Myophanschicht" Haeckel). Deze kan schijnbaar in toto contractiel zijn, en wel hebben dan de bewegingen soms meer het animaal karakter, in den zin van Ed. Weber, (o. a. Uroleptus), soms meer het organisch (vele Holotricha en Heterotricha). Dikwijls echter bevinden zich in de corticale laag nog bijzondere animaal bewegelijke vezelen, in physiologischen zin echte spierfibrillen, aldus bij Stentor en vele Vorticellina. Aan deze elementen sluit zich de steelspier der Vorticellina aan, die dikwijls, zoo niet altijd, in continuiteit met de contractile vezelen der corticale laag van het lichaam schijnt te staan.

spieren van Vorticella nebulifera en Carchesium polypinum onderzocht, zonder duidelijke teekenen van dubbelbreking te vinden. Intusschen kon dit aan de te geringe dikte der voorwerpen gelegen hebben. Ook had ik geen gebruik gemaakt van de methode van onderzoek in het gekleurd gezichtsveld, die dikwijls niet onbelangrijke voordeelen oplevert, waar het op het ontdekken van zeer geringe sporen van anisotropie aankomt. Toevallig nu vond ik in September 1873 in het langs het laboratorium voorbijstroomend water van den Utrechtschen buitensingel prachtige coloniën van het merkwaardige en naar het schijnt zeldzame Zoothamnium arbuscula Ehrenb. Het waren tot 3.5 mm. hooge boompjes, die op bladen van Ceratophyllum zaten. De doorgaans ongeveer 1 tot 1.5 mm. lange en 0.08 mm. dikke hoofdstam van iedere boompje omsloot een spierband van naar evenredigheid colossale dimensies: de grootste dikte er van — de dwarse doorsnede was een ellipse met vrij groote excentriciteit — bedroeg ruim 0.04 mm., ongeveer tienmaal meer dan het maximum, dat men bij Vorticella nebulifera en Carchesium polypinum pleegt te vinden en vroeger ook door mij waargenomen werd. Bij deze colossale dimensies nu gelukte het terstond het voorhandenzijn van dubbelbreking te constateeren. Buitendien echter kwamen nog verscheidene andere niet onbelangrijke feiten betreffende de structuur der steelspier aan het licht, die hier kortelijk zullen vermeld worden.

Het bleek in de eerste plaats, dat de spierband in volkomen onbeleedigden toestand een reeds bij eene vergrooting van tweehonderd malen duidelijken f i b r i l l a i r e n bouw 1) bezat. Deze bouw, in den hoofdstam slechts

1) Sporen van zoodanigen bouw werden reeds door C l a p a r è d e

hier en daar door grovere of fijnere overlangsche spleten in de overigens optisch volkomen homogene zelfstandigheid van den spierband aangeduid, werd tegen de einden der takken allengs duidelijker. Bij den oorsprong uit de diertjes, op de uiteinden der takken gezeten, bestond elke spier uit een bundel van ongeveer 5 tot 10, door meetbaar breede met een waterheldere stof gevulde tusschenruimten van elkander gescheiden fibrillen, van nagenoeg gelijke maar nauwelijks meetbare dikte en volkomen gelijkmatig, tamelijk sterk lichtbrekend vermogen 1). Aanvankelijk niet volkomen evenwijdig verloopend, maar zich onder zeer scherpe hoeken veelvuldig overkruisend, vereenigden zich, met toenemenden afstand van de einden der takken, de afzonderlijke fibrillen allengs tot dunne schijnbaar homogene bundels, deze wederom, op nog grooteren afstand, tot dikkere enz., totdat in de dikste takken en in den hoofdstam eindelijk een slechts hier en daar overlangs gestreepte of gespletene overigens homogene band ontstond. Op de dwarse optische doorsnede vertoonden zich de dunste fibrillen als kleine scherp begrensde kringen.

Op het moment van contractie werden de fibrillen duidelijk korter, dikker en meer gestrekt; bij het begin van verslapping verlengden zij zich zeer snel en namen daarbij, wanneer de steelwand door den een of anderen weder-

---

en Lachmann bij hun Zoothamnium alternans waargenomen, echter niet onder volkomen normale voorwaarden (Etudes sur les Infusoires etc. Vol. I blz. 90. Pl. II. Fig. 4.)

1) Van dwarse streepen, waarvan het voorkomen door Ehrenberg en Leydig wordt vermeld, heb ik noch in het tegenwoordige zoo uitermate gunstig geval, noch bij de speelspier van eenige andere Vorticelline ooit een spoor kunnen vinden. Omtrent de zoogenoemde dwarse streepen der spiervezelen van Stentor zie later.

stand belet, zich slechts langzaam of onvolkomen weder uitzette, een sterk gekronkeld verloop aan. Zij deden dan aan golfsgewijs verloopende bindweefsel-fibrillen denken. Bij passieve buiging van den steel, die zich door bewegen van het dekglas allicht liet voortbrengen, namen de op de concave zijde liggende fibrillen eveneens een kronkelend verloop aan. Ook in dezen toestand konden ze zich op de gewone wijze contraheeren. Er is dus geen twijfel, dat de steelspier van Zoothamnium arbuscula gedurende het leven niet, zooals men wel eens voor de steelspier der vorticellinen aangenomen heeft, uit een half vloeibare massa, maar uit vrij vaste contractile fibrillen bestaat.

De spierband was omsloten door een sterk lichtbrekend, van dubbele randen begrensd, structuurloos vlies. Op de eene zijde lag het onmiddellijk tegen de spier aan, op de andere bleef tusschen beiden eene op de dwarse doorsnede half-maanvormige tusschenruimte. Hoe meer men van den stam tot de einden der takken naderde, des te verder stond betrekkelijk het vlies van de spier af; aan de uiteinden echter, op de plaats van overgang der spier in het dier, legt het zich nauw tegen de fibrillenbundels aan.

De ruimte tusschen vlies en spier was met een kleurlooze zelfstandigheid aangevuld, die, in de uiteinden der takken volkomen waterhelder, met toenemenden afstand van de dieren rijker en rijker aan kleine ronde tamelijk sterk lichtbrekende kogeltjes werd, totdat zij eindelijk het aanzien van een gelijkmatig en wel vrij grof korrelig protoplasma had. Zij werd bij de bewegingen der spier door deze als een half vloeibare massa verschoven. Active, op eigen contractiliteit wijzende bewegingen kon ik er niet aan ontdekken. Het omhullend vlies volgde

bij de active zoowel als bij de passive bewegingen van de steel den dikken vasten veerkrachtigen wand van den laatsten.

In morphologisch opzicht dient nog opgemerkt te worden, dat, niettegenstaande de colossale dimensies van het object en het aanwenden van de meest verschillende reagentia (azijnzuur, chroomzuur, alcohol, karmijn), van kernen of kernachtige vormbestanddeelen nergens in den steel een spoor te ontdekken was.

Wat nu de polarisatieverschijnselen betreft, zoo bleek, naar reeds vermeld is, de steelspier al dadelijk dubbelbrekend te zijn. Tusschen de gekruiste Nicols onder 45° georienteerd lichtte zij prachtig zilverwit in het donkere gezichtsveld. Volgens schatting was de kracht van dubbelbreken der levende spier niet geringer dan die van in canadabalsam ingesloten spiervezelen van insecten en vertebraten, en merkbaar grooter dan van levende in keukenzoutsolutie of serum onderzochte spieren uit de dij van Musca 1). Bij nader onderzoek bleken de fibrillen zich te verhouden als positief dubbelbrekende elementen, met éene as, samenvallende met de lengterichting der vezelen. Tot zelfs in de eindtakken toe kon het dubbelbrekend vermogen geconstateerd worden, hoewel hier, wegens de geringe dikte der spierbundels, slechts bij zeer gunstige verlichting.

Geen spoor van anisotropie vertoonde de perifibrillaire protoplasmaächtige zelfstandigheid. Duidelijk dubbelbrekend daarentegen, ofschoon veel zwakker dan de spierfibrillen, was de vaste elastische wand van den steel, en wel scheen hier ook slechts één optische as voorhanden, die

1) Deze vergelijkende bepalingen werden uitgevoerd met behulp van een constante lichtbron (gaslamp).

met de lengteas van den steel samenviel. Met betrekking tot die as was de dubbelbreking positief 1).

Eene uitnemende gelegenheid bood Zoöthamnium arbuscula aan, om de *eerste ontwikkeling* der contractiele zelfstandigheid der steelspier met het oog op het ontstaan van het dubbelbrekend vermogen te onderzoeken. Op den 23 September ll., omstreeks 12 uur 's middags, had ik een zooeven uit den singel geschept boompje van Zoö-

1) De vaste elastische massa der stelen van alle door mij onderzochte Vorticellina en Acinetina bleek, bij voldoende dikte, in denzelfden zin als bij Zoöthamnium en in 't algemeen met analoog geringe, hoewel dan ook eenigszins verschillende kracht dubbelbrekend te zijn: aldus de stelen van Epistylis galea, plicatilis, flavicans, grandis, digitalis, Opercularia articulata en nutans, Carchesium polypinum en aselli, Zoothamnium affine, Vorticella, Acineta mystacina; eveneens de huisjes van Cothurnia en Vaginicola. Zij deelen deze eigenschap met alle vastere cuticulairproducten der infusoria. Zoo blijkt de eigenlijke cuticula, waar zij eenigszins dik is, o. a. bij groote Vorticellina, als Epistylis galea en grandis, Opercularia articulata, duidelijk dubbelbrekend te zijn, en wel schijnt maar één optische as voorhanden te zijn, die — op de zijwanden althans — met de lengterichting van het dier samenvalt. Met betrekking tot die as vond ik de dubbelbreking steeds positief. Algemeen doet zich bij de cuticulairproducten der infusoria de regel gelden, dat de kracht van dubbelbreking met de vastheid der massa klimt. Zoo is zij bijzonder groot bij de starre tandwielvormige organen op het glijvlak van Trichodina pediculus. Hier loopt de optische as in iederen tand evenwijdig aan de lengteas van dezen, in het wiel zelve tangentiaal in het vlak van het wiel. Sterk positief eenassig zijn ook de vaste lijstjes in de fuikvormige spijsbuis van Chilodon cucullulus; minder sterk de analoog gebouwde, maar minder vaste spijsbuis van Dileptus anser en Trachelius ovum. Zeer veel zwakker dubbelbrekend vermogen bezitten de weeke bewegelijke „lippen” van Glaucoma scintillans; in 't geheel niets van anisotropie toonen de geleiachtige huisjes' van Stentor Roeselii.

thamnium in een grooten druppel singelwater op de ondervlakte van het dekglas in de vochtige kamer gebracht, in de hoop van door voortgezette waarneming der geïsoleerde kolonie licht te verkrijgen omtrent de tot dusverre duistere beteekenis der tweederlei soorten van individuen. Het boompje droeg meer dan 100 kleine klokvormige en wel 20 groote bolvormige individuen. Terwijl de eerste geen veranderingen ondergingen, bereidden de laatste zich al aanstonds voor den stok te verlaten: reeds na weinige minuten sproot er, een weinig achter het midden van het lichaam, uit elk dier een krans van trilhaaren voort, door wiens in hevigheid meer en meer toenemende bewegingen het dier na verloop van ongeveer een half tot anderhalf uur van zijnen steel werd losgescheurd. Na korten tijd heen en weder door den druppel gezworven te hebben, zetten zich de diertjes met hun achtereind ergens op de ondervlakte van het dekglas of op de vrije oppervlakte van den druppel vast en begonnen onmiddelijk, onder allengs verlies van den trilhaarkrans, een steel te ontwikkelen. Om 4 uur hadden verscheidene steelen reeds eene lengte van 0.1 mm.; dezelfden, drie en een half uur later 0.5—0.6 mm., den volgenden ochtend tegen 11 uur 1.2—1.4 mm. lengte. Op de plaats van aanhechting ontsprong ieder steel met eene plat trechtervormige aan eene zuigschijf herinnerende verbreeding, wier middellijn tusschen 0.12 en 0.16 mm. variëerde. Na snelle verdunning tot op ongeveer 0.04 mm. nam de steel op 0.02 mm. afstand van het fixatievlak een meer cilindrischen vorm aan. Intusschen nam zijne dikte tot aan de eerste bifurcatie allengs weder tot op circa 0.07—0.09 mm. toe. Aanvankelijk werd slechts vaste, niet contractile steelmassa geproduceerd. De spier begon eerst gevormd te worden, toen de steel eene lengte van 0.4 tot 0.6 mm.

bereikt had. Zij trad op in den vorm van een ongeveer 0.014 mm. breede, eenigszins platte, fijn overlangs gestreepte sterk lichtbrekende band in de as van de steel. Van het eerste oogenblik af was zij in het volle bezit én van contractiliteit èn van dubbelbrekend vermogen. Te gelijkertijd met de spier kwam de haar omhullende protoplasmaächtige massa te voorschijn, in den beginne als een plat, 0.006 mm. breed strookje eener fijnkorrelige stof, liggende tegen de eene platte vlakte der spier aan.

Het proces van vorming der contractiele dubbelbrekende zelfstandigheid moet op een zeer kleine ruimte verloopen, in het midden namelijk van eene onmeetbaar dunne laag, op de grens van het achterlijf van het dier en den steel. Hier ziet men altijd een volkomen scherpe grens; nooit blijkt iets van een voortzetting der steelspier of van eenen allengschen overgang in het protoplasma van het lichaam des diers. Eerst bij de kleine klokvormige individua, die door herhaalde verdeeling, naar ik vond, allengs uit de groote bolvormige exemplaren zich ontwikkelen, neemt men in het achterlijf overlangsche fibrillen waar. Deze plegen, evenals bij alle andere Vorticellina met contractiele stelen, den indruk van onmiddellijke verlengselen der steelspier te maken. Of zij intusschen werkelijk met de laatste in continuiteit, dan wel slechts in contiguiteit staan, durf ik op het oogenblik niet te beslissen.

In de groote bolvormige individua is voor, en gedurende den tijd dat ze den steel produceeren, nagenoeg het geheele achterste derde van het lichaam, tusschen endoplasma en corticale laag tot aan de grens van den steel, aangevuld met een, van dicht opéengehoopte sterk lichtbrekende kleine korreltjes ondoorschijnende massa. Deze massa zoude men als het vormingsmaterieel voor de steelspier kunnen beschouwen en zich het ontstaan der laatste óf

zoo kunnen denken, dat, in de korrelige massa reeds praeexisteerende, contractiele dubbelbrekende deeltjes regelmatig tot fibrillen aanééngevoegd werden — dus in de hoofdzaak een mechanisch proces — óf zoo, dat de korrelige massa het *chemisch materiaal* zoude bevatten, waaruit op de grens van spier en lichaam dubbelbrekende contractile deeltjes eerst ontstaan en tot fibrillen gerangschikt werden. De eerste voorstelling wordt niet wederlegd door het feit, dat de korrelmassa teekenen noch van contractiliteit noch van anisotropie geeft. Want afgezien daarvan, dat de ondoorschijnendheid der massa scherpe waarnemingen aangaande deze twee eigenschappen zeer bemoeielijkt, zoude het schijnbare ontbreken van beiden ook daarop kunnen berusten, dat de dubbelbrekende contractiele deeltjes zoo goed als oneindig klein in betrekking tot de dikte der geheele laag en dicht en zonder regelmatige plaatsing opééngehoopt of liever door elkander gemengd waren. Inderdaad zouden dan zoowel de polariseerende als de mechanische effecten der kleinste deeltjes naar buiten allicht nul kunnen worden. Intusschen, aangezien men zich dan ieder korreltje als een aggregaat van dubbelbrekende contractiele deeltjes zou moeten denken, is deze voorstelling zeer onwaarschijnlijk. Tegen de tweede zoude kunnen aangevoerd worden, dat een soortgelijke massa van korrels onder analoge voorwaarden ook bij al die infusoria gevonden wordt, die wel vaste steelen, maar geen steelspieren uitscheiden, met name bij Epistylis, Opercularia, Acineta, dat de korrels dus hoogstens als materiaal voor de vorming der elastische niet contratiele steelmassa konden worden beschouwd. Hiertegen is echter te zeggen, dat in ons geval de korrelige massa het materiëel én voor den vasten steelwand én voor de steelspier zoude kunnen bevatten.

Na de positieve uitkomsten op Zoöthamnium arbuscula

verkregen, mocht er niet meer aan getwijfeld worden, dat de schijnbare optische onwerkzaamheid der steelspieren van andere Vorticellina voornamelijk het gevolg was geweest van de geringe dikte dezer spieren. Immers ook de fibrillenbundels van Zoöthamnium verrieden nauwelijks meer een spoor van dubbelbreking wanneer hunne dikte niet grooter was dan bij de spieren der andere infusoria gewoonlijk het geval is. Aangezien er intusschen bij beste verlichting en vooral na het inlasschen van een zeer gevoelig gipsplaatje nog steeds een gering effect merkbaar bleef, toetste ik nog éénš de stelen van andere soorten en ditmaal met een positieven uitslag. Bij groote en middelmatig groote exemplaren van Carchesium polypinum, Vorticella nebulifera en campanula en Zoöthamnium aselli was niet alleen de anisotropie der steelspier, maar ook de veel zwakkere van den vasten wand der steelen vooral in het gekleurde gezichtsveld niet te miskennen. In betrekking tot de ligging der optische as, den zin en de kracht der dubbelbreking kwamen geen verschillen met Zoöthamnium voor den dag.

Veel grootere bezwaren dan de steelspieren der Vorticellen bieden de zoogenoemde spiervezelen, die in de corticale laag („Myophanschicht" Haeckel) van het protoplasma van het lichaam veler infusoria, dicht onder de cuticula worden gevonden. De moeilijkheid ligt hier eensdeels dáárin, dat de vezelen doorgaans uiterst dun en meestal door betrekkelijk breede tusschenruimten van elkander gescheiden zijn, anderdeels in het dubbelbrekend vermogen der cuticula. Beslissende resultaten mochten het eerst bij Stentor 1) verwacht worden.

1) Naast deze bij het colossale Spirostomum ambiguum. Ik heb mij dit dier intusschen hier nog niet kunnen verschaffen.

Hier zouden, volgens de tot voor korten tijd heerschende, onlangs nog zeer uitvoerig door Stein 1) verdedigde meening, de bekende breede, bij Stentor coeruleus blauw gekleurde overlangsche banden de elementen zijn, die de trekkende bewegingen der dieren bemiddelen. Bijzondere belangstelling wekten deze banden nog door de zeer duidelijke dwarse streepen, die ze onder bepaalde omstandigheden vertoonen, streepen die volgens vermoeden van Stein e. a. als uitdrukking eener differentiatie der spier in isotrope en anisotrope zelfstandigheid zouden op te vatten zijn. Was deze meening juist, dan moest het dubbelbrekend vermogen gemakkelijk kunnen geconstateerd worden, indien het ook maar in zeer geringen graad voorhanden ware geweest. Want de genoemde banden zijn zeer breed, slechts door smalle tusschenruimten zijdelings van elkander gescheiden, ook bij maximale uitrekking nog meetbaar dik; buitendien hebben de individua in den regel een zeer aanzienlijken omvang; op een optische overlangsche profil-doorsnede der dieren zoude dus de optisch werkzame laag allicht dikker kunnen zijn dan de dikste steelspier van Zoöthamnium arbuscula.

Inderdaad bleek dan ook, in tegenspraak met een vroegere opgaaf van Kühne 2), de corticale laag duidelijk en in den te verwachten zin dubbelbrekend te zijn. Met zekerheid kon men bij den kleurloozen Stentor polymorphus en St. Roeselii, en wel vooral duidelijk aan den voet van lang uitgestrekte exemplaren, erkennen, dat de corticale laag in haar geheele dikte dubbelbrekend

1) F. Stein, der Organismus der Infusionsthiere. Abtheilung II 1867. blz. 26 vlg. en 226 vlg.

2) Medegedeeld door G. Schwalbe. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. V. 1869. blz. 244.

is. De kracht van dubbelbreking was intusschen gering in vergelijking met die der steelspieren.

Bij nader onderzoek bleek nu echter, dat de bekende breede overlangsche strepen der Stentoren volstrekt niet de op spiertrekkingen gelijkende bewegingen der Stentoren veroorzaken, maar dat dit de veel dunnere, reeds door Lieberkühn 1) geziene en als spieren opgevatte fibrillen doen, die in de smalle tusschenruimten tusschen de breede banden onder de cuticula verloopen. Terecht heeft onlangs Greeff 2), zich steunende op nieuwe waarnemingen, de opvatting van Lieberkühn getracht te rehabiliteeren. Toch blijven nieuwe bewijzen nog altijd wenschelijk. Ik meen daarom aan de volgende opmerkingen hier een plaats te mogen gunnen.

De Lieberkühn'sche elementen zijn vezelen, niet plooien der cuticula, zooals Stein 3) wil. Het bewijs leveren de volgende feiten. Liet ik tot een in water onder het dekglas geplaatsten Stentor coeruleus langzaam een druppel verdund zwavelzuur (1—4°/o) of oxalzuur vloeien, dan trok zich binnen eene of weinige minuten het endoplasma bijna volkomen van de cuticula terug, die het dan als een ver af staande zak omhulde. Op de oppervlakte van het inééńgekrompen endoplasma lagen, in afstanden, beantwoordende aan die der heldere lijnen tusschen de breede blauwe banden, lange, gladde, schijnbaar cilindrische vezelen, van ongeveer 0.001 mm dikte, sterk lichtbrekend en optisch schijnbaar volkomen homogeen. Enkelen waren

1) Beiträge zur Anatomie der Spongien — Archiv für Anatomie, Physiol. etc. 1857. blz. 403. Aanmerking.

2) Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Vorticellen. Archiv für Naturgeschichte, herausg. von Troschel; 36 Jahrg. 1870. blz. 374. vlg.

3) Organismus d. Infus. II. Abth. blz. 228.

vanéén gescheurd en staken met hare vrije uiteinden dan dikwijls tamelijk ver in de ruimte tusschen endoplasma en cuticula uit. Anderen bleven bij het ineenschrompelen van het endoplasma aanvankelijk op een of meer plaatsen aan de cuticula hangen, werden dan bij stijgend inkrimpen van het endoplasma meer en meer gespannen en uitgerekt, totdat ze eindelijk van de binnenvlakte der cuticula losscheurden. Op optische dwarse doorsneden door de corticale laag ziet men soms, vooral bij tetanisch gecontraheerde en eenigszins in de lengterichting door het dekglas gecomprimeerde exemplaren, onmiddellijk onder de cuticula, en wel op die plaatsen, die aan de tusschenruimten tusschen de breede blauwe banden beantwoorden, kleine scherp begrensde kringen van circa 0.001 mm. middellijn, die, zooals verandering van den focus leert, de optische doorsneden der vezelen zijn, die onder de lichte overlangsche streepen verloopen. Met de er bovenstaande trilharen hangen ze, naar het schijnt, niet samen. 1)

Gemakkelijk laat zich bewijzen, dat deze vezelen werkelijk de elementen zijn, door middel van welke de spierachtige trekkingen der dieren worden voortgebracht. Men dient ze daarvoor van de vlakte waar te nemen en wel het best in de achterhelft van het dier, omdat deze veel doorschijnender pleegt te zijn dan de voorste, die de groote voedselballen bevat. Ze vertoonen zich dan in 't algemeen

1) Men overtuigt zich gemakkelijk op dergelijke optische dwarse doorsneden, dat de trilharen, in strijd met de opgaven der autores, uitsluitend op de smalle heldere overlangsche strepen vastzitten. Dit schijnt bij alle heterotriche en holotriche infusoria met gestreepte cuticula het geval te zijn. Zeer ten onrechte heeft Stein alle strepen der cuticula als spiervezelen opgevat. (l. c. blz. 27 vlg.). Vele, ja de meeste infusoria met gestreepte cuticula zijn immers onveranderlijk van vorm (o. a. Paramaecium, Nassula, Ophryoglena, Balantidium, Nyctotherus, Opalina.)

als uiterst smalle sterk lichtbrekende lijnen in de smalle heldere tusschenruimten tusschen de blauwe banden. Men ziet nu, in overstemming met de opgaven van Lieberkühn, dat ze in het eerste oogenblik na ieder plotselinge samentrekking van het dier aanzienlijk verkort, merkbaar verdikt en volkomen recht zijn, onmiddellijk daarna echter, zoodra het dier weder langer begint te worden, onder verlenging en versmalling een sterk gekronkeld verloop aannemen (zie ook Stein l. c. Pl. VIII. Fig. 15). Hoe meer het dier zich weder uitzet des te meer vereffenen zich de golven. Eindelijk zijn ze weder recht en worden nu bij voortgaande uitzetting van het dier dunner en dunner. In de voet, die zich verreweg het meest verlengt, zijn ze weldra niet meer afzonderlijk te onderscheiden. In het overige lichaam, tot aan het peristoomveld blijven ze als uiterst fijne lijnen tusschen de randen der blauwe strepen zichtbaar. Evenzoo op het peristoomveld zelf. — Trekken de dieren zich niet schoksgewijze, maar langzaam, gedurende eenige secunden, samen, dan zijn de vezelen, niettegenstaande het lichaam nagenoeg maximaal verkort is, niet recht, kort en dik, maar sterk golfsgewijs gebogen en niet merkbaar korter en dikker dan in matig uitgezetten toestand van het dier. De golven zijn dikwijls zoo stijl, kort en hoog, dat de vezelen zijdelings elkander raken; op het eerste oogenblik schijnt nu de corticale laag als uit een labyrinth van krullen te bestaan. Bij allengsche wederuitzetting worden dan de vezelen allengs meer en meer recht. De dieren kunnen, na door langzame verkorting reeds nagenoeg bolvormig geworden te zijn, zich, tengevolge van den eenen of anderen prikkel, nog plotseling met een schok verder contraheeren. Daarbij nu ziet men in eens alle fibrillen recht, kort en dik worden:

in plaats van het labyrinth van golfjes vertoonen zich plotseling dikke, recht en evenwijdig verloopende, sterk glinsterende overlangsche strepen.

In het begin der inwerking van verdund azijnzuur (0.1%), zoutzuur (0.1%), zwavelzuur (1—4%), oxalzuur, bemerkt men niet zelden locale hevige contracties der fibrillen. Ze kunnen zelfs dan nog optreden, wanneer de vezelen zich reeds met het inkrimpend endoplasma van de cuticula hebben verwijderd. In den regel volgt onmiddellijk of eenige oogenblikken later opzwellen met verkorting, verdikking en verbleeking der vezelen; daarna worden zij spoedig onzichtbaar.

Leeren de laatstgenoemde feiten, dat men hier met prikkelbare, voor echte spierachtige trekkingen vatbare elementen te doen heeft, de eerstgenoemde in verband daarmede leveren het bewijs, dat deze fibrillen het zijn, op wier verkorting de snelle contracties van het lichaam van Stentor berusten. Hiermede wordt het nu reeds zeer onwaarschijnlijk, dat de vroeger als spiervezelen beschouwde breede overlangsche banden van Stentor met de snelle trekkingen van het dier iets zouden te maken hebben. Men kan ze ook direct uitsluiten. Bij Stentor coeruleus vooral is het niet moeijelijk, het bewijs te leveren dat de breede banden niets als strepen der cuticula en dat de zoogenoemde dwarse streepen der vermeende spieren slechts dwarse plooien der cuticula zijn.

In zeer verdund zoutzuur, azijnzuur of oxalzuur, die de spiervezelen spoedig doen verdwijnen, blijven de blauwe banden lang zichtbaar, zonder belangrijke wijzigingen te ondergaan. Heeft zich onder die omstandigheden het endoplasma ver van de cuticula teruggetrokken, dan blijkt deze, van de vlakte gezien, uit breede blauwe, fijn gestipte banden en daarmede afwisselende smalle homogene

kleurloze strepen te bestaan. Nooit vertoonen zich op de oppervlakte van het ineengekrompen endoplasma blauwe gekleurde banden. De laatste lossen zelfs in verdunde kaustische potassa slechts langzaam op, terwijl de spierfibrillen daarin oogenblikkelijk verdwijnen.

In het volkomen uitgezet levend dier ligt de cuticula in 't algemeen volkomen glad tegen het lichaam aan. Bij de verkorting echter leggen zich de blauwe banden in dwarse plooien. Deze treden het eerst op en ontwikkelen zich het sterkst in het voorste derde van het lichaam, in de nabijheid van den peristoomrand, waar zij soms ook bij maximale verlenging van het dier niet geheel verdwijnen. De plooien zijn meest zoo regelmatig dwars gericht en op zoo regelmatige afstanden van elkander geplaatst, dat de cuticula van de vlakte gezien wel eenigszins aan dwarsgestreepte spierzelfstandigheid kan doen denken, althans bij gebruik van zwakke vergrootingen. Met sterke objectiven en onder behoorlijk gebruik van de micrometerschroef, vooral echter bij onderzoek in overlangs profiel blijkt al aanstonds, dat men hier slechts met plooien van de cuticula te doen heeft. De hoogte der plooien kan, althans nabij den peristoomrand, 0.01 mm. en meer bereiken. Dan zijn ze ook vrij breed van basis, meer op blaasvormige verheffingen der cuticula gelijkende. De blauwe banden leggen zich in dwarse rimpels, onverschillig, of de verkorting van het dier langzaam of snel geschiedde. Noch in het eene noch in het ander geval dus spelen de blauwe banden de rol van overlangsche spieren. Men mag hun blijkbaar zelfs slechts een zeer onvolkomene, naar het schijnt vrij geringe, elasticiteit toeschrijven.

Buiten twijfel bezit daarentegen het protoplasma der corticale laag, waarin de fibrillen liggen, contraciliteit en wel het vermogen zich evenwijdig aan de

overlangsche strepen der cuticula te verkorten. Want slechts in die vooronderstelling zijn de reeds vermelde langzaam verloopende contracties der Stentoren verklaarbaar, bij welke de spierfibrillen zich golfsgewijs buigen, dus verslapt blijven. Het endoplasma kan bij deze bewegingen ook niet een active rol spelen, omdat het, hoewel contractiel, toch aanhoudend op verschillende plaatsen in de meest verschillende richtingen zich beweegt, welke onregelmatig stroomende bewegingen ook gedurende de langzame verkorting der dieren onophoudelijk plaats hebben. — Met het oog op de bestendigheid der richting, waarin de contractiliteit van het protoplasma der corticale laag zich uit, zoude men den naam protoplasma voor deze zelfstandigheid minder geschikt kunnen achten en haar liever spierzelfstandigheid willen noemen. Inderdaad berust in de bestendigheid van bewegingsrichting een hoofdverschil tusschen spieren en gewoon protoplasma. Intusschen is dit toch geen beslissend kenmerk. Vele vormen van echt protoplasma (b. v. in de pseudopodia van Rhizopoden) volgen tijdelijk, anderen (het protoplasma der contractile vacuolen) blijvend, constante richtingen van verkorting. Het laatste geldt immers ook van de zelfstandigheid der trilharen. Aangezien nu in elk ander opzicht de corticale contractile massa van Stentor met typisch protoplasma overeenstemt, mag zij ook met recht protoplasma genoemd worden. De punten van overeenkomst zijn voornamelijk de volgende: zij is amorph, niet overal scherp afgescheiden van het endoplasma, bevat geen andere vormelementen dan onregelmatig verspreide kleine korreltjes, zooals die in de meeste soorten van protoplasma worden gevonden. Zij breekt het licht veel zwakker dan echte spierzelfstandigheid in 't algemeen doet, biedt aan oplossende reagentia minder wederstand dan deze en verhoudt zich bij de bewegingen

der dieren niet als eene meer vaste maar als eene half vloeibare massa. Het laatste volgt — Greeff heeft dit reeds opgemerkt — uit het feit, dat de fibrillen zich in haar schijnbaar zonder wederstand verplaatsen.

Hebben wij dus een recht deze zelfstandigheid protoplasma te noemen, zoo hebben wij hier ook het eerste geval van contractiel protoplasma met duidelijk dubbellichtbrekend vermogen. Wij hadden immers gevonden, dat de corticale laag van Stentor in hare geheele dikte dubbelbrekend is. Vooral op de optische overlangsche doorsnede van lang uitgerekte, platte, van de breede vlakte waargenomen voeten van Stentor polymorphus en Roeselii is met volkomen zekerheid te herkennen, dat de dikte der dubbelbrekende laag aanzienlijk grooter dan die der spierfibrillen is. De anisotrope stof strekt zich hier o. a. tot aan het contractiele vat uit. Er is dus geen twijfel, of het protoplasma der corticale laag is dubbelbrekend. Twijfelachtig zoude nu alleen kunnen zijn, of ook de spierfibrillen het licht dubbel breken. Aangezien het mij niet mogelijk was, de fibrillen ongedeerd uit het protoplasma te isoleeren, kan ik het direct bewijs niet leveren, dat dit het geval is. Intusschen met het oog op de overige door ons hier bijeengebrachte en op de nog te vermelden feiten, mag een rechtstreeks bewijs overbodig geacht worden.

Dezelfde werking op den gepolariseerden lichtstraal als van de myophaanlaag der Stentoren verkreeg ik van de correspondeerende laag van verscheidene groote Vorticellina. Bij allen is het uitsluitend deze laag, die de snelle samentrekkingen van het lichaam beheerscht. Bij eenige soorten onderscheidt men daarin duidelijk overlangsche fibrillen, die, afgezien van de meestal veel geringere dimensies, in alle opzichten met de spierfibrillen der Stentoren overeenstemmen. Nergens, uitgezonderd alleen eene op Asel-

lus parasitisch levende Opercularia, die ik in de laatste jaren niet terugvinden kon, zijn deze fibrillen zoo sterk ontwikkeld als bij de colossale Epistylis galea Eb., waar zij reeds door Ehrenberg 1) schijnen gezien te zijn. Bij dit zeldzaam dier, dat ik in het singelwater bij het laboratorium op Ceratophyllum en andere plantjes vond, loopen ze onder de cuticula, van deze gescheiden door een zeer dunne, in de achterhelft van het dier, naar den steel toe, allengs dikker wordende laag eener heldere, zwak licht brekende, korrelarme protoplasmatische laag. Deze subcuticulaire laag, die met de perifibrillaire protoplasmaächtige laag der steelspier vergeleken worden mag, komt bij alle Vorticellina tusschen cuticula en myophaanlaag voor; bij Epistylis plicatilis en ook bij de meeste soorten met contractile stelen is zij in de achterhelft van het ligchaam bijzonder dik. — De overlangsche fibrillen van Epistylis galea ontspringen dicht naast elkander aan het achtereinde van het dier in den omtrek der eindvlakte van den steel en verloopen, eenigzins divergeerend, hier en daar onder zeer scherpe hoeken met elkander anastomiseerend en allengs dunner wordende, tamelijk recht naar voren. Op de optische dwarse doorsnede vertoonen ze zich als scherp begrensde kleine kringen. In de voorste helft van het lichaam plegen ze eerst duidelijk gezien te kunnen worden, wanneer men de dieren, door ze te laten hongeren, doorschijnend gemaakt heeft. Te dien einde moet men de colonieen in zuiver water brengen, waarin ze allengs, gedurende een halve tot verscheidene uren, de hun lichaam ondoorschijnend makende spijs- en drekballen per anum uitstooten. Dan kan men, vooral aan een weinig plat gedrukte dieren, de fibrillen

---

1) l. c. blz 280.

tot vlak aan den peristoomrand volgen. Hier schijnen ze zich in fijne takken op te lossen, die zich boogsgewijs met elkander verbinden. Men onderscheidt dan ook een bundel van uiterst dunne circulair verloopende fibrillen in den dikken peristoomrand, een waren sphincter vestibuli; buitendien op het peristoomveld zelve uiterst dunne boogvormig verloopende, naar het schijnt analoog als bij Stentor na de opening van het vestibulum toe convergeerende fibrillen, door wier contractie het peristoomdeksel kleiner van omtrek en platter, en gedeeltelijk ingetrokken moet worden.

Duidelijke teekenen van dubbelbreking — en wel in den te verwachten zin — verkreeg ik van de fibrillenlaag slechts in het achterste lichaamsgedeelte, waar ze alleen voldoende dikte bereikt en waar ze ook, vooral in de nabijheid van den steel, meestal zoo ver van de cuticula verwijderd is, dat misleiding door de dubbelbrekende werking der cuticula minder te vreezen is.

Bij andere groote soorten van Epistylis, b. v. E. plicatilis, grandis, flavicollis, kon ik in de contractile corticale laag volstrekt niets van fibrillen ontdekken. Desniettegenstaande bleek zij duidelijk dubbelbrekend te zijn. De breede klokvormige individuen van Ep. flavicollis en grandis werden het best zoo geplaatst, dat hunne lengteas met het polarisatievlak der beide parallele Nicols samenviel en in het vlak van het door een passend gipsplaatje purperrood gekleurd gezichtsveld was gelegen. Dan had de eene lengtehelft van ongeveer het achterste derde van het lichaam, vooral nabij den zijdelingschen rand, een duidelijk oranje-gele, de andere een duidelijk paarse of blauwachtige kleur, alsof de corticale stof uit positief eenassige, met hare as in de richting der lengte-meridianen geplaatste moleculen ware opgebouwd geweest.

Duidelijk fibrillair is de myophaanlaag van eenige soorten van Opercularia. Bij eene overigens met Op. articulata overeenstemmende groote soort, die ik op Elodaea canadensis in het Utrechtsch singelwater vond, waren de overlangsche fibrillen in de achterhelft van het lichaam op de mondzijde (buikvlakte) bijzonder sterk ontwikkeld (in maximaal gecontraheerden toestand ongeveer 0.003 mm. dik) en op deze plaats dan merkbaar dubbelbrekend. Bij de samentrekking sloeg of knikte het lichaam des diers naar de buikzijde om, niet zelden tot bijna 90° 1).

Geene of slechts even merkbare teekenen van dubbelbrekend vermogen leverde de myophaanlaag van Carchesium polypinum, Zoothamnium aselli, Vorticella nebulifera en campanula, die meestal, en vermoedelijk terecht, als directe voortzetting der steelspier in het lichaam wordt opgevat. Bij de uiterst geringe dikte der betreffende laag was een negatief resultaat wel te wachten. De cuticula was duidelijk dubbelbrekend.

Gelukkiger was ik met Trachelocerca olor, die door een buitengewoon groote contractiliteit der corticale stof, vooral van het voorste, halsachtige lichaamsgedeelte uitmunt. In lang uitgerekten toestand vertoonde zich de hals rood-geel, resp. purperblauw op den purper rooden grond van het gezichtsveld, zoodra zijne lengteas diagonaal kwam te liggen. Met betrekking tot die as was

1) Dergelijke knikkende bewegingen toonen ook andere soorten, b. v. Opercularia nutans en berberina. Het materiaal ontbreekt mij om te beslissen, of ook bij dezen, zooals ik vermoed, de spierlaag op de buikzijde bijzonder sterk ontwikkeld is. Er dient intusschen opgemerkt te worden, dat zijdelingsche overhellingen van het lichaam ook bij overal gelijkmatig ontwikkelde myophaanlaag als gevolg van partiëele contracties voorkomen, o. a. bij de meeste soorten van Epistylis, ook bij Carchesium polypinum.

hij positief dubbelbrekend. Hoogst waarschijnlijk echter valt de optische as der anisotrope deeltjes niet met de lengteas van het lichaam, maar met de richting der spirale strepen der lichaamsoppervlakte samen. Want in de richting van deze heeft de verkorting plaats, die dus telkens van eene draaiing van het dier om de lengteas vergezeld is. Reeds bij matig uitgerekten hals maken de spiraaltouren nog slechts een zeer kleinen hoek met de lengteas van het dier: het optisch effect moet er dan dus nagenoeg hetzelfde zijn als wanneer er volkomen parallelisme bestond.

Niet gelukken mocht het mij tot nog toe, aan de contractiele zuigarmen der Acinetae verschijnselen van dubbelbreking waar te nemen. Intusschen, de eenige soorten, die mij ter beschikking stonden, waren de kleine Acineta Cyclopum en Ac. mystacina, welker zuigarmen ook in het gunstigst geval nauwelijks meetbaar dik zijn. Bij zeer groote exemplaren van Ac. Operculariae, wier tentakels soms 0.005 mm. dik zijn, zal men misschien positieve resultaten kunnen verkrijgen.

Negatieve uitkomsten, en hoogstwaarschijnlijk eveneens alléén wegens te geringe dikte, leverden de contractiele circulairvezelen, door Ed. van Beneden in de subcuticulaire laag van zijne Gregarina gigantea ontdekt. Bij verscheidene levende exemplaren, uit hommen afkomstig, die ik aan de vriendelijkheid van den Heer Ed. van Beneden had te danken, vertoonde zich slechts de cuticula dubbelbrekend en wel in denzelfden zin als bij infusoria. De circulairvezelen waren duidelijk zichtbaar, maar nauwelijks meetbaar dik.

3.) Trilharen en spermatozoa.

Valentin 1) heeft reeds opgemerkt, dat onder gunstige voorwaarden ook aan trilharen teekenen van dubbelbreking kunnen waargenomen worden. Zijne opgaven hebben betrekking op trilhaarcellen van het slijmvlies der trachea van de marmot, de mondholte van den kikvorsch, der kieuwen van Mytilus en op de cilia van Opalina ranarum. Het is intusschen niet zeer gemakkelijk, hoewel mogelijk, van deze objecten overtuigende beelden te verkrijgen. Veel beter gelukt dit bij de machtige trilharen van groote raderdiertjes en de insgelijks door grootte uitmuntende adorale trilhaar-spiralen van vele infusoria. Van de eersten beveel ik vooral aan Hydatina senta, Melicerta ringens, Rotifer vulgaris, Brachionus Bakeri, van de laatsten Stentor, alle groote soorten van Vorticellina (b. v. Epistylis galea, plicatilis, flavicollis, grandis, Opercularia articulata, Carchesium polypinum), Stylonychia mytilus, Kerona polyporum, welke dieren bijna allen op de meeste plaatsen gemakkelijk gevonden worden. Volkomen duidelijk, vooral bij onderzoek in het gekleurd gezichtsveld, was ook het dubbelbrekend vermogen der adorale trilharen van Epistylis digitalis, Carchesium polypinum, Zoothamnium affine, Vorticella campanula en nebulifera, Vaginicola crystallina, Ophrydium versatile, Trichodina pediculus, Blepharisma lateritia, Nyctotherus cordiformis, Stylonychia pustulata en histrio, Gastrostyla Steinii, Urostyla grandis en Weissei, verder van de vijf zoogenoemde aarsborstels van Stylonychia mytilus en histrio, van de rand- en eindborstels van Stylonychia mytilus, evenzoo van de cilia op het lichaam van Opalina

1) l. c. blz. 250.

planariarum en armata, dus overal waar krachtig ontwikkelde trilharen gevonden worden.

Om de moeilijk waarneembare dubbelbreking der doorgaans zeer kleine trilharen van slijmvliezen te constateeren, doet men goed het praeparaat zoo te orienteeren dat men de cilia in een richting evenwijdig aan hun trillingsvlak beziet en evenwijdig aan de oppervlakte, waarop ze staan. Het trillingsvlak dient daarbij in een diagonalen stand gebracht te worden. De beste objecten van slijmvliezen zijn, zoover mijne ondervinding reikt, de bekende groote soort van trilharen der kieuwen van Bivalvae, die door hare regelmatig golfsgewijze van haar tot haar voortschrijdende beweging onmiddellijk in 't oog pleegt te vallen. Trekt men met de pincet eenige der smalle lange kieuwlijstjes los en plaatst ze horizontaal onder het dekglas, dan ziet men dadelijk in de gewenschte richting op de haartjes, want deze zitten langs de zijvlakten der lijstjes en trillen in vlakken, die allen evenwijdig aan elkander en loodrecht op de lengteas der lijstjes staan.

De trilharen van al de hier vermelde plaatsen verhielden zich als positief dubbelbrekende vezelen met éene as, evenwijdig aan de lengteas van het haar. De specifieke kracht van dubbelbreking scheen in alle gevallen nagenoeg gelijk en wel ongeveer zoo groot als die der steelspier van Vorticellinae te zijn. De waargenomen verschillen in intensiteit van werking op het gepolariseerde licht schenen althans voldoende verklaard te kunnen worden uit verschillen in dikte der haren. Intusschen zullen er buiten twijfel specifieke verschillen bestaan.

De groote trilharen veler infusoria boden mij een zeer gewenschte gelegenheid om de o n t w i k k e l i n g van het dubbelbrekend vermogen gedurende de ontwikkeling der trilharen, in verband met het optreden der contractiliteit

na te gaan. Ik volgde het proces bij zich verdeelende exemplaren van Stentor coeruleus, Roeselii en polymorphus, Epistylis galea, flavicans en grandis. Met volkomen duidelijkheid bleek hier, dat de nieuw gevormde trilharen, van het eerste oogenblik af, dat zij zichtbaar worden, in denzelfden zin, en naar het schijnt ook met dezelfde kracht als later op het gepolariseerde licht werken. Ze zijn nu ook van beginne af contractiel; er is dus een nieuwe grond geleverd voor ons vermoeden, dat er een verband tusschen contractiliteit en dubbelbrekend vermogen bestaat.

Aangaande spermatozoa bepalen zich mijne waarnemingen tot weinige soorten. Bundels van levende zaadlichaampjes uit den bal van winterkikvorschen, in indifferente vochten onderzocht, gaven duidelijke teekenen van anisotropie. Valentin 1) meende deze reeds opgemerkt te hebben. Zoowel de niet contractiele, dikkere helften, de zoogenoemde hoofden, als de contractiele staarten waren dubbelbrekend, bijzonder duidelijk, misschien vooral wegens hunne grootere dikte, de eerstgenoemden. Een opmerkelijk verschil bestond er echter tusschen beiden: de hoofden werkten negatief in betrekking tot de lengteas, de staarten — in overeenstemming met andere contractiele elementen — positief. Vertoonen zich b. v. de hoofden van een diagonaal georienteerden bundel blauw op den purperrooden grond van het gezichtsveld, dan hadden de staarten een geelachtige kleur en omgekeerd. — Positieve werking in betrekking tot de lengteas der draadjes constateerde ik ook bij de tot biconvexe lensachtige schijfjes opgerolde spermatozoen-bundels uit de lichaamsholte van Chaetogaster vermicularis. — Andere spermatozoa werden door mij niet onderzocht.

---

1) . c. blz. 305.

4.) Contractiel protoplasma van Actinosphaerium Eichhorni.

Het kan niet bevreemden, dat het gewoon contractiel protoplasma, b.v. van Amoeba , ongekleurde bloedlichaampjes, van vele plantencellen, volstrekt geen teekenen van dubbelbrekend vermogen pleegt te geven. Want niet alléén komt het in den regel slechts in zeer dunne lagen voor en is het doorgaans betrekkelijk zeer arm aan vaste moleculen — zooals vooral de enorme volume-vermindering bij inwerking van wateronttrekkende agentia toont — zijne contractiele moleculen zijn ook in 't algemeen niet zooals die der spieren en trilharen volgens vaste assen gerangschikt, maar schijnbaar zonder regel door elkander gemengd en veranderen onophoudelijk van plaats en richting. Men zoude dus, in geval de contractiele deeltjes tevens dubbelbrekend waren, hoogstens verschijnselen eener zwakke depolariseerende werking kunnen verwachten.

Anders, wanneer het protoplasma in lagen van behoorlijke dikte als het ware mechanisch gepolariseerd optreedt: in constanten vorm met constante, op alle plaatsen evenwijdige bewegingsrichting. Hier zouden dan ook de kleinste optisch werkzame deeltjes analoog als in een kristal volgens bepaalde evenwijdige richtingen moeten gerangschikt zijn, elkanders optisch effect naar buiten dus moeten versterken.

Deze verwachting wordt inderdaad niet teleurgesteld. Hadden wij boven reeds in het protoplasma der corticale laag van Stentor een voorbeeld van een dergelijk geval gemeend te mogen zien, nog belangrijker is hetgeen zich aanbiedt in een organisme, wiens geheel lichaam uit contractiel protoplasma is opgebouwd: het bekende zondiertje, Actinosphaerium (Actinophrys) Eichhorni. Ik vond één exemplaar van dit merkwaardig wezen in Maart l.l.

in den singel nabij het physiologisch laboratorium. De middellijn van zijn lichaam bedroeg circa 0.5 mm., de lengte der gelijkmatig over de geheele oppervlakte verspreide, maximaal uitgestrekte protoplasma-stralen gemiddeld evenveel, hunne dikte aan de basis ongeveer 0.01 mm. In een grooten druppel water, vrij zwevend, bij 100-malige vergrooting, tusschen de gekruiste Nicols onderzocht, vertoonden zich alle stralen lichtend, wier lengteas een scherpen hoek met de beide polarisatievlakken maakte, het meest degene, bij welke die hoek ongeveer 45° bedroeg en die in het vlak van het gezichtsveld waren gelegen. Alle protoplasma-stralen, wier lengterichting in een der polarisatievlakken viel, waren volkomen donker, welke ook hunne neiging tegen het vlak van het gezichtsveld mocht zijn. Na het inlasschen van een passend gipsplaatje vertoonden zich de in diagonalen stand verkeerende stralen zwak blauwachtig resp. geelachtig in het purper-roode gezichtsveld. Met betrekking tot de lengteas was de werking positief. Ieder straal werkt dus als eene positief dubbelbrekende vezel met ééne optische as, die evenwijdig is aan de lengteas, evenwijdig dus ook aan de richting van verkorting van het protoplasma.

Even sterk en in denzelfden zin dubbelbrekend als de boven de oppervlakte van het dier uitstekende stralen waren ook de verlengselen er van, die door de corticale stof naar de centrale massa gaan. Of slechts het sterker lichtbrekende axiale gedeelte der stralen of ook het de oppervlakte bekleedende protoplasma de waargenomen verschijnselen van dubbelbreking voortbrengt, durf ik niet te beslissen. De schijn bestond, alsof de stralen in hunne geheele dikte dubbelbrekend waren.

5. Coincidentie van het optreden van dubbelbrekend vermogen en contractiliteit bij de ontwikkeling van dwarsgestreepte spiervezelen.

Behalve eenige opmerkingen van Valentin 1) heb ik in de literatuur opgaven omtrent de ontwikkeling van het dubbelbrekend vermogen der spiercellen en spiervezelen niet kunnen vinden. De mededeelingen van Valentin hebben buitendien slechts op tamelijk ver gevorderde ontwikkelingsphasen van spiervezelen betrekking. Want hij onderzocht een kippenembryo van 10—12 dagen en een runderfoetus van 23 ctm. lengte. Bij het eerste vond hij de vezelen van de spiermaag, de dwarse vezelen van den endeldarm, de spierbundels van dij en rug en de elementen der voorkamer van het hart, bij den laatste de vezelen van de m. glutaei en de gladde spieren van de boekmaag duidelijk en in denzelfden zin als later, hoewel over 't algemeen zwakker dubbelbrekend. Met betrekking tot de spiervezelen der dij, die reeds contractiel waren, merkt Valentin op, dat ze bij beide embrya nog geheel vrij van dwarse strepen waren. Dit is onmogelijk juist. Van de vezelen der dij vind ik reeds bij kippenembrya van 5—6 dagen, bij onderzoek van het versche praeparaat in serum, beter nog na voorafgaande behandeling met alcohol, Müllers vocht of acidum hyperosmicum van 0.5—1.5%, zeer velen duidelijk dwarsgestreept. Evenzoo bij embrya van runderen van circa 20 ctm. — jongere stonden mij niet ter beschikking — en bij muisembrya van 10—12 mm. lengte. De vraag, of het dubbelbrekend vermogen vóór, met

1) l. c. blz. 306 vlg.

of ná de dwarse strepen ontstaat, is dus door Valentin niet beantwoord. Evenmin die, of contractiliteit en dubbelbrekend vermogen al of niet gelijktijdig optreden. Valentin schijnt wel is waar tot de meening over te hellen, dat de eerste vroeger dan de laatste verschijnt, want hij zegt: „die Muskelfasern des Hühnchens zeigten nur die ersten Anfänge der Doppeltbrechung als das Verkürzungsvermögen schon sehr kräftig entwickelt war. Jene steht also in keinem bedingenden Verhältniss zu diesem.'' Intusschen bij de groote moeilijkheid vergelijkbare bepalingen der dubbelbrekende kracht zoowel als van het contractievermogen uit te voeren — vooral het laatste zal bij spieren van jonge embrya niet wel mogelijk zijn — heeft Valentins gevolgtrekking weinig waarde.

De meeste kans van positieve vertrouwbare uitkomsten scheen mij het hart van kippenembrya te belooven. Inderdaad stuit het onderzoek hier niet op bezwaren van eenige beteekenis. De door mij verkregen resultaten komen vooral op het volgende neder. Er is geen merkbaar tijdsverschil tusschen het eerste optreden van contractiliteit en polarisatievermogen waar te nemen. Reeds in den loop van den tweeden dag, wanneer, met het verschijnen van de hartsholte en van het eerste bloed, de periodieke samentrekkingen van het hart zijn begonnen, bleken de dikkere van de teedere, netsgewijs samenhangende spierbundeltjes, die dan reeds worden aangetroffen, duidelijk, hoewel zwak, dubbelbrekend te zijn, en wel werkten ze positief in betrekking tot de as van verkorting. De meest ontwikkelde balken van zoodanige harten waren ongeveer 0.02—0.03 mm. dik en bestonden geheel en al uit dicht aaneengevoegde, 0.02—0.03 mm. lange en ongeveer half zoo breede cellen, waarvan elk een ellipsoidsche

0.01 mm. lange, 0.006—0.008 mm. breede kern met een omstreeks 0.002 mm. groot kernlichaampje bevatte. Noch kernen noch celgrenzen waren echter in geheel verschen toestand duidelijk te zien 1). De balken schenen veeleer uit een matig sterk lichtbrekend homogeen protoplasma te bestaan, waarin slechts hier en daar zeer kleine sterk lichtbrekende korreltjes lagen verspreid. Geen spoor van dwarse streepen, noch in verschen toestand noch na behandelen met alcohol van 30—60%, Müllers vocht of Ac. hyperosmicum van 0.5—1.5%, onverschillig ook of het onderzoek in gewoon of in gepolariseerd licht geschiedde. Eerst bij embrya van den derden of vierden dag begonnen dwarse strepen merkbaar te worden. Dan was echter ook het dubbelbrekend vermogen der spiermassa reeds zeer aanzienlijk. Het mag dus niet onwaarschijnlijk heeten, dat in dit geval het ontstaan der dwarse strepen althans gedeeltelijk daarop berust, dat reeds aanwezige, maar gelijkmatig door eene isotrope grondzelfstandigheid verspreide dubbelbrekende deeltjes zich regelmatig in dwarse rijen rangschikken, tusschen welke dan dunne laagjes van zuiver enkelvoudig brekende stof overblijven.

---

1) Bij het afsterven in indifferente vochten worden de celgrenzen allengs duidelijk. Daarbij blijven de contracties voortbestaan, met dat verschil intusschen, dat de geheele spiermassa niet voortgaat, zich als één geheel, isochroon, te bewegen, maar dat zij zich als het ware in telkens kleiner en kleiner wordende haarden splitst, die zich in eigene, meer en meer onregelmatige wordende perioden contraheeren. Ten slotte — meestal reeds binnen het eerste uur — scheen het op vele plaatsen alsof iedere cel haar eigen rhythmus had. De grootte dezer plaatselijke contracties was dan soms nog bijna normaal, op de meeste plaatsen echter aanzienlijk verminderd.

Wat de willekeurige spiervezelen van kippenembrya, betreft, zoo vind ik ze eveneens reeds kennelijk dubbelbrekend op den tijd, waarop de eerste bewegingen daaraan worden waargenomen, b. v. de vezelen der dij op den vijfden tot zesden dag. Nu kon ik echter ook reeds dunne smalle strookjes van dwarsgestreepte stof op de cellen onderscheiden.

Ook bij willekeurige spiervezelen uit de tong, de dij en van den romp van muisembrya van 10—12 mm. lengte was het dubbelbrekend vermogen in den regel eerst dan, maar dan ook zonder uitzondering waarneembaar, wanneer er reeds een weinig dwarsgestreepte stof gevormd was. Verschijnselen van contractiliteit schijnen ook dan eerst te kunnen optreden.

Hetzelfde meen ik van de spieren van romp en staart van kikvorschlarven te moeten beweren. Het onderzoek der eerste stadia wordt hier echter zeer bemoeilijkt door de talrijke groote sterk lichtbrekende dojerkogels, waarvan het protoplasma vol pleegt te zijn. Bij larven van 3 tot 4 mm. lengte, die de eerste sporen van spontane bewegingen en van kunstmatige prikkelbaarheid 1) vertoonden, bleken de meest ontwikkelde spiervezelen van den romp, vooral na behandeling met alcohol of hyperosmiumzuur, reeds zwak anisotroop te zijn, en wel positief in betrekking tot de lengteas. Er scheen intusschen ook reeds een weinig dwarsgestreepte stof gevormd te zijn. Zoo veel laat zich gemakkelijk constateeren, dat van af den tijd waarop dwarse strepen duidelijk zijn, ook het dubbelbrekend vermogen in een zeer merkbaren graad voorhanden is. Bij larven van slechts 4 tot 5 mm. lengte kan men dit feit zonder moeite aantoonen.

1) Openingsinductieslagen zijn vroeger werkzaam dan sluitingsslagen.

Nog heb ik de spiervezelen van vliegenlarven bij hare eerste ontwikkeling onderzocht. Volgens Weismann 1) zijn de kauwspieren der larven van Musca vomitoria, hoewel reeds vóór het uitkruipen contractiel, toch nog eenigen tijd daarna zonder dwarse strepen. Aangezien de vezelen onmiddellijk vrij dik worden aangelegd en, zooals meestal bij Arthropoden, gemakkelijk te isoleeren zijn, ook op het objectglas nog langen tijd prikkelbaar blijven, mocht men hier bijzonder sprekende uitkomsten verwachten. Het valt dan ook niet moeilijk, zich er van te overtuigen, dat de kauwspieren, ja alle huidspieren, zoodra ze beginnen prikkelbaar te zijn, hetgeen reeds uren lang vóór het uitsluipen het geval is, duidelijk dubbelbrekend vermogen bezitten. Eerst veel later kunnen dwarse strepen opgemerkt worden. Deze zijn overigens in den beginne zoo moeilijk waar te nemen, dat eene nauwkeurige bepaling van het tijdstip, waarop zij ontstaan, niet wel mogelijk is. Op den tijd van het uitkruipen der larven meen ik ze meermalen reeds gezien te hebben, vooral aan door alcohol, osmiumzuur of temperaturen van 45—60° gedoodde dieren. Het dubbelbrekend vermogen was dan reeds zeer sterk ontwikkeld.

Gevolgtrekkingen.

Op grond van bovenstaande feiten zijn wij gerechtigd, de wetten uit te spreken: Contractiliteit, in welken vorm ook, is gebonden aan de tegenwoordigheid van dubbelbrekende en wel van positief eenassige deeltjes. De optische as valt samen met de richting van verkorting.

---

1) Zeitschrift für ration. Medic. Dritte Reihe. XV. Bd. 1862. blz. 282.

Onder vele vragen doen zich nu als de voornaamste deze voor: Van welken aard is het verband tusschen contractiliteit en tegenwoordigheid van dubbelbrekende deeltjes? Welke rol spelen de laatste bij de contractie?

Hoewel niet in staat een eenigszins bevredigend antwoord op deze vragen te geven, wil ik niet nalaten voorloopig op een punt van overeenkomst te wijzen tusschen contractiele en niet contractiele eenassig positieve elementen (als bindweefselvezelen, celvliezen, cuticulae enz.), een punt, dat, in verband met de door mij gegeven theorie 1) van contractie, geschikt schijnt, eenig licht op dit vraagstuk te werpen. Ik bedoel het feit, dat de genoemde dubbelbrekende elementen bij imbibitie zich, aanvankelijk althans, in de richting der optische as trachten te verkorten 2), terwijl elementen zonder duidelijk dubbelbrekend vermogen, o. a. elastische vezelen, deze eigenschap missen. Verder op dit punt in te gaan, acht ik bij den tegenwoordigen toestand onzer feitelijke kennis voorbarig.

Daarentegen is het allezins wenschelijk nu reeds stil te staan bij eenige gevolgtrekkingen, die zich uit de eerste der boven uitgesproken wetten ten aanzien der moleculaire processen in de spierzelfstandigheid laten afleiden.

Met betrekking tot de dwarsgestreepte stof volgt vooreerst, hetgeen ik vroeger reeds uit andere feiten had afgeleid, dat slechts de dubbelbrekende, maar niet de isotrope schijfjes contractiel zijn.

De functie der laatstgenoemde moet wezen, den prikkel van het eene contractiel schijfje op het andere voort te planten. Zij moet dus prikkelbaar zijn en den prikkel kun-

1. Mikroskopische onderzoekingen omtrent den bouw en de beweging der dwarsgestreepte spierzelfstandigheid Onderzoekingen etc. Derde reeks II. 1873. blz. 222.

2) Vergel. ibid. blz. 223 vlg.

nen voortgeleiden. Immers, de onderlinge afstand der contractiele dubbelbrekende schijfjes, d. i. de dikte der isotrope, is te groot — men herinnere zich, dat zij bij vele spiervezelen van Arthropoden 0.005 mm. bereikt — om het mogelijk te achten, dat de prikkel zich rechtstreeks van eene contractiele schijf op de andere zou voortplanten. Moge ook de afstand, op welke een molecuul het andere vermag te prikkelen, niet buiten de grenzen onzer waarneming liggen, eene mededeeling der irritatie op zoo groote afstanden, als tusschen de dubbelbrekende schijfjes gegeven zijn, is in strijd met wat wij omtrent de geleiding der irritatie reeds met zekerheid weten. Bij het voortschrijden der irritatiegolf door de spier moet dus iedere dubbelbrekende schijf van de voorafgaande isotrope laag uit tot contractie opgewekt, geprikkeld worden. Zal nu het irritatieproces de volgende contractiele schijf bereiken, dan is het eveneens noodig, dat in de isotrope schijf, tusschen beiden gelegen, het irritatieproces worde opgewekt. Dit kan insgelijks niet geschieden door eene rechtstreeksche mededeeling van den prikkel van isotrope op isotrope schijf, omdat de dikte der tusschenliggende contractiele lagen veel te groot is. Immers deze is in 't algemeen gelijk aan die der isotrope, bereikt o. a. evenals deze, bij vele arthropodenspieren 0.005 mm. Elke isotrope laag moet dus door de voorafgaande contractiele laag den aanstoot tot hare werkzaamheid ontvangen.

Tweederlei is nu denkbaar: òf het proces, waardoor de isotrope schijfjes van de zijde der contractiele in werking gebracht worden is identisch met het proces dat in iedere isotrope schijf als prikkel van molecule op molecule werkt, — òf beide processen verschillen.

In het laatste geval zoude b. v. een der partiëele moleculair-werkingen, die aan het contractieproces als zoodanig zijn verbonden, als prikkel op de aangrenzende isotrope

schijf kunnen werken Tegen deze voorstelling pleit intusschen, dat de prikkeling der isotrope schijf van de zijde der contractiele reeds vrij lang vóór het begin der verkorting plaats heeft, zooals uit het vooruitloopen der prikkelingsgolf tegenover de contractiegolf blijkt. In het eerste geval, dat reeds om zijn grootere eenvoudigheid meer aannemelijk schijnt, zoude men moeten onderstellen, dat er in iedere contractiele schijf behalve de contractiele ook prikkelbare, en de prikkeling voortplantende moleculen van denzelfden aard als in de isotrope zelfstandigheid waren gelegen, en wel in voldoend aantal en op genoegzaam kleine afstanden, om de voortplanting der irritatie door de geheele dikte der contractiele schijf mogelijk te maken.

Men zoude zich dus den inhoud van iedere spiervezel, of, als men wil, elke spierfibril, uit een isotrope, prikkelbare en de prikkeling voortgeleidende, maar niet contractiele grondzelfstandigheid kunnen denken te bestaan, in welke op regelmatige afstanden lagen van dubbelbrekende contractiele deeltjes waren geplaatst. Telkens wanneer het irritatieproces een dubbelbrekende laag doorloopt, wekt het in deze nu het contractie-proces op.

Denkt men zich de contractiele dubbelbrekende deeltjes uit de spiervezel verwijderd, dan zoude men een orgaan over behouden, dat in physiologisch opzicht van een zenuw niet wezenlijk verschilt Want het zoude de eigenschappen van prikkelbaarheid en geleidingsvermogen, en, wat bijzonder belangrijk is, ook in hoofdzaak dezelfde electro-motorische eigenschappen als een zenuw bezitten. Aangaande de laatste kan immers niet meer betwijfeld worden, dat het voornaamste electrische verschijnsel — de „negatieve Schwankung'' met het contractieproces rechtstreeks niets te doen heeft, maar aan het irritatieproces, dat aan de contractie voorafgaat, verbonden

is. Dit volgt uit de absolute coïncidentie van beide in tijd en ruimte. De merkwaardige overeenstemming dus, welke spieren en zenuwen ten aanzien van hunne electro-motorische werkingen vertoonen, eene overeenstemming, die bij den overigens zoo verschillenden bouw van beiden a priori niet te wachten was, vindt zoo hare voldoende verklaring. Niet minder de groote overeenstemming, die beide ten aanzien van hunne verhouding tegenover verschillende soorten van prikkels vertoonen. Het mag niet overbodig zijn op te merken, dat de zelfstandigheid der isotrope schijfjes, in welke de door ons aangenomen prikkelbare en geleidende grondzelfstandigheid in den betrekkelijk zuiversten vorm, althans niet vermengd met contractiele moleculen voorkomt, met de zelfstandigheid van den ascilinder in vele physische en chemische eigenschappen overeenstemt. Evenals deze is zij zeer zwak en enkelvoudig lichtbrekend, zeer waterrijk en week, krimpt evenals deze bij inwerking van alcohol, chroomzuur, zware metaalzouten enz. onder troebel worden in dwarse richting samen, lost evenals deze zeer gemakkelijk in alkalien op en, hoewel in 't algemeen naar het schijnt sneller, in verdund azijn- en zoutzuur.

Voor een in overlangsche richting doorloopende grondzelfstandigheid, zoo als die hier door ons ondersteld wordt, schijnt mij van anatomischen kant de bijzonder innige samenhang tusschen de in de lengterichting der vezel opelkander volgende elementen der afzonderlijke schijfjes te pleiten, die zich in de praeexistentie, respectievelijk in het gemakkelijke ontstaan van fibrillen bij het afsterven der spieren uit.

In physiologischen zin zou de hier aangenomen grondzelfstandigheid als de directe, hoewel dan ook eenigszins gewijzigde voortzetting van den ascilinder der motorische

zenuwvezel kunnen beschouwd worden. Zeer waarschijnlijk is zij het ook, die anatomisch met den ascilinder het nauwst verbonden is 1). De beslissing van dit laatste punt zoude van het grootste belang zijn. Zij schijnt mij echter met onze tegenwoordige hulpmiddelen onbereikbaar te wezen.

Ik behoef hier wel niet bij te voegen, dat ik ook in de overige soorten van contractiele stof, in gladde spieren, trilharen, contractiel protoplasma enz., tweederlei bestanddeelen onderscheid: prikkelbare, als men wil nerveuse, waaraan ook de voortplanting der irritatie gebonden is, en contractiele. Slechts door de functies van contractie en geleiding der irritatie scherp te scheiden en aan verschillende in de ruimte gescheiden stoffen te verbinden, is het mogelijk, een heldere voorstelling der prikkelings- en bewegingsverschijnselen der verschillende vormen van contractiele zelfstandigheid te verkrijgen, in 't bijzonder de talrijke feiten te verstaan, uit welke de onafhankelijkheid der contractiliteit van het geleidingsvermogen voor de irritatie blijkt.

De histiologische en physiologische eigenaardigheden der afzonderlijke soorten van contractiele zelfstandigheid kunnen in hoofdzaak reeds verklaard worden uit verschillen in de hoeveelheid en rangschikking der prikkelbare en der contractile deeltjes. Het spreekt intusschen van zelf, dat ook de eigenschappen der beide soorten van

---

1) De zoogenoemde Sohlensubstanz in den zenuwheuvel van vele spieren, waarin de ascilinder onder boomvormige vertakking zich pleegt op te lossen, zoude dan als niets anders dan eene bijzonder groote, misschien eenigszins gewijzigde opeenhooping der prikkelbare isotrope grondzelfstandigheid der spier te beschouwen zijn. Inderdaad stemmen beiden in de meeste opzichten overeen.

deeltjes in de verschillende gevallen afwijkingen zullen vertoonen 1).

Onbeslist blijft bij de hier ontwikkelde voorstelling, of de contractiele moleculen slechts door de naast hen gelegene prikkelbare „nerveuse" moleculen, of ook rechtstreeks door kunstmatige prikkels tot contractie kunnen gebracht worden. Men ziet, de aloude vraag naar het al of niet bestaan van een eigen spierirritabiliteit keert in nieuwen vorm terug. De tot nog toe bekende feiten, hoe voldoende ook, om het bestaan van een eigen irritabiliteit der spieren in den tot dusverre aangenomen zin te bewijzen, schijnen mij een beslissend antwoord op de volgens onze opvatting gewijzigde vraag niet te veroorloven. Het vraagstuk aangeroerd te hebben, moge volstaan.

---

1) Zoo dienen o. a. tot verklaring der *spontane* bewegingen, die vele contractile elementen vertoonen, nog bijzondere onderstellingen gemaakt te worden, die ons hier echter niet nader behoeven bezig te houden.

DE CORRESPONDEERENDE NETVLIES-MERIDIANEN EN DE SYMMETRISCHE ROLBEWEGINGEN,

DOOR

F. C. DONDERS.

Proeven over oogbewegingen laten zich zoodanig inrichten, dat men, uitgaande van den primairen stand, met den blik een gegeven punt bereikt, waarmede de boog, dien de bliklijn bij de proef doorliep, bekend is. Dan evenwel is de stand der meridianen nog te bepalen. Wij bezitten hiertoe twee methoden: die der nabeelden en die der halfbeelden. De eerste, waarbij vóór de beweging een nabeeld wordt vastgelegd, leert ons voor ieder oog afzonderlijk de absolute verandering in de ligging der meridianen kennen, maar niet met groote nauwkeurigheid. De laatste, waarbij halfbeelden van rechter en linker oog evenwijdig worden gesteld, toont ons slechts de relatieve verandering tusschen de correspondeerende meridianen der beide oogen, maar deze met groote nauwkeurigheid.

Bij laterale bewegingen der beide bliklijnen naar dezelfde zijde zijn parallelle veranderingen der meridianen te wach-

ten, die alleen door de methode der nabeelden te herkennen zijn. Bij symmetrische beweging der bliklijnen mag men symmetrische veranderingen (in tegenovergestelden zin voor beide oogen) verwachten, en hierbij schijnt de methode der halfbeelden aan alle vereischten te voldoen. Tot scherpe bepaling van den invloed van symmetrische convergentie bij verschillende hellingen van het blikvlak wenschte ik deze methode nu in aanwending te brengen.

Mijn eerste zorg was een werktuig samen te stellen, om den relatieven stand der meridianen snel, zeker en nauwkeurig te bepalen. Dit gelukte mij volkomen. Maar nu bleek reeds bij de eerste proeven, dat niet slechts de richting der bliklijnen, maar dat ook in het gezichtsveld aanwezige voorwerpên op den stand der meridianen invloed oefenen. Bij onveranderde convergentie en onveranderde richting van het blikvlak zag ik de richting der meridianen zich onder den invloed der netvliesbeelden wijzigen. Deze invloed moest nu in de eerste plaats worden onderzocht. Op zich zelf verkreeg dit onderzoek reeds een groote uitgebreidheid. Het moest, zooals men gereedelijk zal inzien, worden ten einde gebracht, alvorens den invloed der bewegingen op den stand der meridianen met vrucht te kunnen nagaan. Eenige punten werden naar mijne aanwijzing reeds door Dr. van Moll bepaald en in zijne dissertatie over de normale incongruentie der netvliezen. Utrecht 1874 (verg. ook deze onderzoekingen derde reeks III. pag. 39) behandeld. Zoo ver noodig, zal ik hier van zijne resultaten gebruik maken.

Rolbeweging onder den drang der netvliesbeelden is niet geheel onbekend. Vóór meer dan 25 jaren toonde ik aan, dat, wanneer door een zwak prisma het beeld op het eene netvlies naar binnen en buiten of zelfs naar boven en beneden verplaatst wordt, het sociale instinct

der oogen, zooals Tourtual het noemde, bewegingen te voorschijn roept, die de halfbeelden op correspondeerende punten brengen. Door een combinatie nu van twee prismas laat zich het beeld voor het eene oog ook ter zijde neigen, en Helmholtz 1) overtuigde zich, dat ook in dit geval het oog de afwijking door beweging en wel door rolbeweging tracht te corrigeeren. Hetzelfde had reeds vroeger Nagel 2) met scheef gedraaide stereoscopische beelden gevonden, en Hering 3), deze proeven van Nagel herhalende, bevestigde wat hij te voren tegenover Helmholtz had ontkend. Maar in dat verschijnsel zag men slechts het effect van een abnormalen drang: was het oog in staat, daaraan te gehoorzamen, dit kon, zoo meende Nagel 4), slechts daarom niet bevreemden, wijl rolbeweging, als geassociëerd aan zekere bewegingen der bliklijn, in het algemeen niet vreemd is aan het oog. Bovendien zou alleen de helling van horizontale halfbeelden dien drang uitoefenen, terwijl van verticale enkel wijziging der stereoscopische voorstelling, naar de bekende wetten, zou uitgaan. Quantitatieve bepalingen waren, zoo als nader blijken zal, bij de methode van Nagel ook niet mogelijk.

Bij mijne proeven traden de symmetrische rolbewegingen in een geheel ander licht. Het bleek namelijk, dat zij eigen zijn aan de functie van het zien onder de gewone voorwaarden en dat de oogen in bestendige schommelende beweging verkeeren, in verband met het onbewuste streven, om de correspondeerende netvliespunten tot vereeniging te brengen.

Die uitkomst is niet zonder beteekenis. Hierin toch

---

1) Physiol. Optik. p. 476.

2) Das Sehen mit zwei Augen. 1861. p. 51.

3) Archiv. f. Ophthalm. B. XV. 1 S. 1.

4) Arch. f. Ophthalm. B. XIV. S. 228.

ligt opgesloten, dat de mathematische horopter, die van vaste gegevens uitgaat, een fictie is, en dat in het stereoscopische zien de rolbeweging als factor in aanmerking komt.

Nog uit een ander oogpunt zijn deze onderzoekingen van gewicht. Hering 1) had reeds opgemerkt, dat in den primairen stand zijne verticale meridianen naar boven divergeeren, en het is nader gebleken, dat dit voor alle oogen geldt, zonder uitzondering. Mag dat incongruentie heeten? Geenszins! want een kleine rolbeweging zou, indien de afwijking zich daartoe bepaalde, de correspondentie kunnen herstellen, en Hering meende werkelijk, dat het naar beneden richten van het blikvlak daartoe voldoende was. Maar nu vond Helmholtz 2), dat de hoek der schijnbaar horizontale meridianen niet gelijk is aan die der schijnbaar verticale, en dat bij gevolg door geenerlei rolbeweging het gelijktijdig samenvallen van schijnbaar verticale en horizontale meridianen te verkrijgen is. Hierin bestaat de ware incongruentie, waarvan Helmholtz de ontdekker is, en die kort daarna door Volkman uitvoerig werd onderzocht. Zij is oorzaak, dat men een kruis met ieder oog afzonderlijk niet zuiver rechthoekig stelt, wat niet slechts voor convergeerende bliklijnen geldt (Recklinghausen) 3), maar ook voor evenwijdige (Helmholtz, Volkmann) — en wel met tegenovergestelde afwijking voor rechter en linker oog.

Mijn werktuig nu, dat ik *Isoscoop* wensch te noemen,

1) Beiträge zür Physiologie p. 175.

2) Jahrbücher Med. Natur-hist. Verein. Heidelberg. 8 Mai 1863.

3) Recklinghausen. A. f. O. B. V 2, p. 133: „Eine Verziehung der Winkel liess sich nicht mehr beobachten, wenn f (de afstand van het convergentie-punt tot het midden der grondlijn) die Grösse van 250 Mm. überschritt"

stelt in staat, zoowel voor één als voor beide oogen, den stand der schijnbaar verticale en horizontale meridianen, afzonderlijk en gelijktijdig, d. i. bij hunnen wederzijdschen invloed op elkander, te bepalen en tevens de veranderingen in richting, die zij ondergaan, hetzij onder den invloed der oogbewegingen, hetzij onder dien der netvliesbeelden, te constateeren niet alleen, maar ook te meten. Aan het onderzoek nu dier veranderingen meen ik een hooge waarde te mogen hechten.

Het oog vertoont ons menigerlei assymmetrie. Daartoe behoort ook de incongruentie der netvliezen. Het zou weinig inzicht verraden in de wording van het harmonisch verband der lichaamsdeelen, wanneer men daarin iets toevalligs of onvolkomens zien wilde. Iedere assymmetrie heeft zonder twijfel hare beteekenis. Maar een inzicht in die beteekenis verkrijgen wij eerst dan, wanneer het gelukt tot den grond van haar ontstaan door te dringen, en daartoe vinden wij den sleutel in de voorwaarden, waaronder de anomalie zich wijzigt in het individu. Dit is het gezichtspunt, waarvan ik bij deze onderzoekingen uitga.

Ik wensch mij achtereenvolgens bezig te houden: A. met de bepaling der schijnbaar verticale meridianen; B. met die der schijnbaar horizontale; C. met die der schijnbaar verticale en horizontale gelijktijdig, — om eerst daarna den invloed van de beweging der bliklijnen te onderzoeken.

Ten slotte zal over den oorsprong der incongruentie gehandeld worden.

I.

In de eerste plaats handel ik over *den hoek V, in den primairen stand (rechtstandig hoofd, horizontaal blikvlak, evenwijdige bliklijnen), en zijne veranderingen onder den invloed der netvliesbeelden.*

a. *Methode.* De stand der schijnbaar verticale meridianen wordt gevonden bij het evenwijdig en verticaal stellen der beelden van twee lijnen, waarvan de een met het rechter, de ander met het linker oog gezien wordt. Om zich evenwijdig te vertoonen, moeten de lijnen dan een hoek vormen: dat is de hoek der schijnbaar verticale meridianen. Deze hoek V is positief, wanneer, zooals onder de gewone voorwaarden van zien voor alle personen geldt, de meridianen naar boven divergeeren. Om dien hoek te bepalen, gebruikte Helmholtz aanvankelijk twee draden, en wel van verschillende kleur, omdat deze dan minder neiging hebben, om zich stereoscopisch te verbinden. Later gaf hij de voorkeur aan een smal rood bandje voor het eene oog, voor het andere een blauwen draad, dien hij op het midden van het bandje projiciëerde, een en ander op een donkeren achtergrond. In plaats van twee doorloopende draden, bezigde Volkmann ook wel twee stralen van twee ronde schijven, die, draaiende om haar middelpunt, zoo gesteld werden, dat de stralen een doorloopende middellijn vormden, een beginsel, waarvan Hering reeds voor een ander doel had gebruik gemaakt. De methode van Helmholtz werd gevolgd door Berthold en door Dobrowolski, welke laatste bovendien, op raad van Helmholtz, bij verschillende graden van convergentie, de draaischijven van Volkmann, met enkelvoudige stralen, voor het onder-

zoek in een draaibaar spiegel-stereoscoop liet weerkaatsen. Hering gebruikte als voorwerp voor het eene oog twee zwarte draden, voor het andere een witten, welke laatste zich dan midden tusschen de twee zwarte moest vertoonen.

Het instellen dier draden werd op verschillende wijzen verkregen. De draaischijven van Volkmann waren om de te fixeeren middelpunten bewegelijk, en de stand der stralen kon onmiddellijk worden afgelezen op een vaste graadverdeeling, die ieder der schijven omgaf. Helmholtz hing twee draden aan gewichten op voor een houten bord, verplaatste de ondereinden over spelden, tot de draden evenwijdig schenen, en stak dan de spelden in het bord. Gemakkelijker zal wel de instelling zijn, wanneer men met Hering de draden in klemmen bevestigt, die langs lijsten verschuifbaar zijn. In beide gevallen kan de afwijking van den verticalen stand dan gemeten worden. Het stellen nu zoowel als het aflezen geschieden snel, zeker en nauwkeurig met het door mij geconstrueerde werktuig, tot welks beschrijving ik thans overga.

Het *isoscoop* bestaat uit twee deelen:

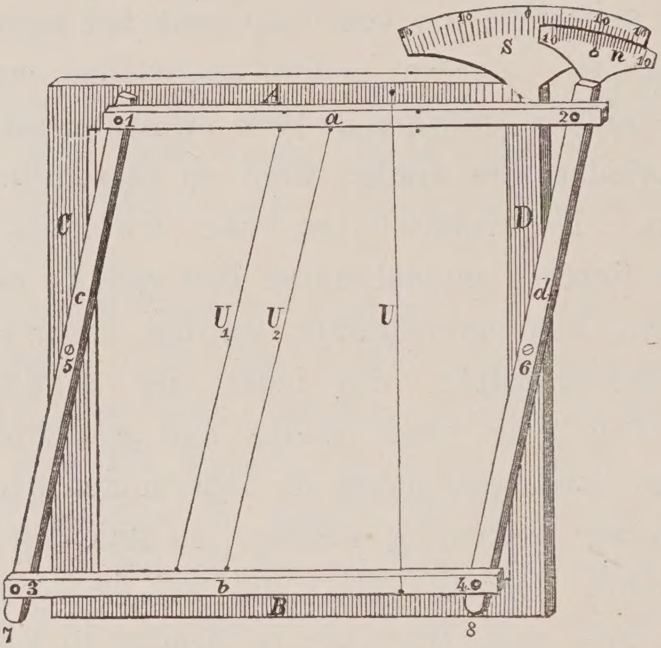
I. het raam-toestel, waarin de draden zijn uitgespannen, die voor de proeven worden gebruikt;

II. Een hoofdhouder, naar het beginsel van dien van Hering ingericht, om de waarnemingen te doen bij een bepaalden stand van het hoofd.

Duidelijkshalve beelden wij ze afzonderlijk af. (Pl. IV fig. 1 en 2). Hoe ze vereenigd zijn, is dan duidelijk genoeg te begrijpen.

Fig. 1 is het raamtoestel. Tot verklaring wijzen wij in de eerste plaats op het schema, hier als houtsneede opgenomen.

Fig. 1. 1).



Het raamtoestel bestaat uit 1°. een rechthoekig vast raam A, B, C, D, dat aan de bovenzijde een onbewegelijke schaal S draagt van bijna 60°; 2°. een bewegelijk raam, welks lijsten *a*, *b*, *c*, *d*, door de schroeven 1, 2, 3, 4 bewegelijk verbonden zijn, zoodat het den ruitvorm kan aannemen (als op de figuur), waarbij de horizontale lijsten *a*, *b* horizontaal blijven, de verticale *c*, *d* onder volkomen gelijke hoeken zijdelings overhellen: deze laatste zijn juist in het midden, insgelijks door schroeven 5, 6, met de correspondeerende punten van het vaste raam bewegelijk verbonden. Een der verticale lijsten *d* van het bewegelijke raam draagt een schaal met nonius *n*, over de vaste schaal bewegelijk en nauwkeurig de helling dier lijsten aanwijzende, in tienden van graden af te lezen, in honderdsten te schatten. Gelijke helling verkrijgen de oorspronkelijk verticale draden

1) In Fig. 1 moet in plaats van U, U_1, U_2, gelezen worden V, V_1, V_2.

v_1, v_2, terwijl de in het vaste raam uitgespannen draad *v* zijne verticale richting onveranderd behoudt. Is deze wat verder van *v'* dan de knooppunten van rechter en linker oog (zoo ongeveer 68 m. m.), dan ziet men, bij evenwijdige bliklijnen, de halfbeelden van *v* en *v'* nabij elkander, en kan ze door draaien van het raam met de hand aan een van de ondereinden 7 of 8 der lijsten *c* of *d* schijnbaar evenwijdig stellen: zij vormen dan in werkelijkheid den hoek V voor schijnbaar evenwijdige (nagenoeg verticale) meridianen. — Nauwkeuriger nog vindt men V, wanneer men aan den vasten draad *v* eene juist bepaalde helling gegeven had van ongeveer den halven hoek V, zoodat bij de instelling *v* en *v'* nagenoeg symmetrisch van de verticale afwijken.

De voordeelen dezer inrichting springen in het oog: het stellen geschiedt snel en zeker, de helling wordt onmiddellijk en nauwkeurig afgelezen en, wat vooral verkieslijk was, de bewegelijke draad draait om een punt, dat in het blikvlak ligt: zoo draaien ook alle verder in het bewegelijk raam uitgespannen draden om punten der in het blikvlak gelegene lijn, die de schroeven 5, 6 verbindt.

Op de nauwkeuriger afbeelding plaat IV, fig. 1 zijn A, B, C, D weder het vaste, *a*, *b*, *c*, *d* het bewegelijke raam en hebben de cijfers 1 tot 8 ook dezelfde beteekenis als op de schematische figuur. De vaste draad *v* is boven bevestigd aan een koperen staafje *s*, dat van het vaste raam uitgaat, onder aan een verschuifbare klem *k*, en komt in hetzelfde vlak te liggen als de bewegelijke draad *v'*, die tusschen de klemmen *k* *k'* is uitgespannen. Van dergelijke verschuifbare klemmen kunnen een groot aantal, als *k''*, *k'''* enz., worden aangebracht, op de koperen staven *a*, *b*, die op de horizontale lijsten van het raam zijn bevestigd. Die klemmen dienen eens-

deels, om voor zekere proeven een grooter aantal draden uit te spannen, anderdeels als stuiter voor de klemmen, tusschen welke een draad is uitgespannen, zoodat deze, wanneer men ze tijdelijk uit het gezichtsveld moest verwijderen, snel weder op de vorige plaats kan worden teruggebracht, of ook tusschen twee stuiters telkens naar goedvinden kan verplaatst worden. Om den draad *v* verticaal te stellen, wordt op eenigen afstand een loodlijn neergelaten en *v* daaraan evenwijdig gesteld, hetgeen men, gebruik makende van de schroef *x* en viseerende langs *v* nauwkeurig tot op minder dan 0°02 kan volbrengen. Op gelijke wijze wordt *v'* verticaal gesteld, terwijl, bij verticalen stand der lijsten *c* en *d*, de nonius op 0° staat. — Verlangt men nu *v* onder een bepaalden hoek te stellen, bijv. 1° links overhellende, dan stelt men *v'* onder 1°, maakt de loodlijn over een verschuifbare stift daaraan evenwijdig en richt nu *v* naar deze.

Op de achterzijde van het vaste raam A B C D is een tweede bewegelijk raam bevestigd, waarvan de verticale lijsten *c' d'* zichtbaar zijn. Draaibaar is dit tweede raam met zijne onzichtbare lijsten (*a' b'*), en wel op het midden der horizontale A B van het vaste raam, zoodat met die lijsten de horizontaal daarin uitgespannen draden van richting veranderen, welker richting wordt afgelezen met den nonius *n'* op de graadverdeeling S', terzijde aan het vaste raam bevestigd. De horizontale draden moeten nagenoeg in hetzelfde vlak onmiddellijk achter de verticale komen te liggen. Daarom zijn ze uitgespannen tusschen de klemmen *k k*, verschuifbaar over twee koperen staven *c'' d''*, die door horizontale armen *w w' w'' w'''* aan de lijsten *c' d'* zijn bevestigd en gelijke richting hebben als deze. Aan de uiteinden der horizontale lijsten van dit raam, waarvan één (9) aan de

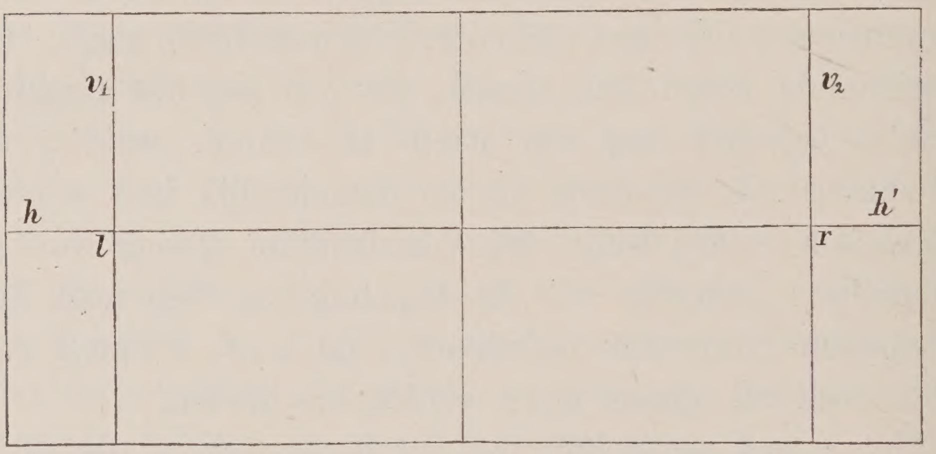
rechterzijde zichtbaar is, wordt het achterste bewegelijke raam met de rechter hand gesteld, terwijl de linker het voorste raam bij 7 beweegt.

Om aan den draad, terwijl de nonius op 0° staat, een zuiver horizontale richting te geven, wordt hij vergeleken met een op zekeren afstand in het blikvlak horizontaal uitgespannen draad. De stand van dezen laatste wordt verkregen door instelling langs het niveau van twee met kwikzilver gevulde glazen buisjes, die door een dun caoutchouc-buisje met elkander in gemeenschap staan. De horizontale draad kan dienen, om met een der verticale draden op het oog een kruis te stellen, waarbij de afwijking van de beide draden onmiddellijk kan worden afgelezen. — Op welke wijze horizontale draden worden dienstbaar gemaakt aan de bepaling van den hoek der schijnbaar horizontale meridianen, zal later, wanneer van dien hoek zal sprake zijn, worden beschreven.

Het is een vereischte, dat het hoofd zich te allen tijde in een bepaalde houding tegenover het raam bevinde. Daarom is het raam in verband gebracht met een h o o f d-h o u d e r, die, eens goed gesteld, gelegenheid geeft, de proeven telkens bij gelijken stand te herhalen. Deze hoofdhouder, in de hoofdzaak met dien van H e r i n g overeenkomende, is afgebeeld als fig. 2 op Plaat IV. M is het mondstuk, draaibaar om en links en rechts verschuifbaar op de koperen stang *s*. Deze stang is bevestigd in twee bussen *b b*, die naar voren en achteren kunnen verschoven worden over een horizontale staaf *s'*, met schroefdraad, en door twee moeren in iederen stand op *s s'* kunnen worden bevestigd. De horizontale arm *s' s'* buigt zich om in den verticalen *s'' s''*, die in de bussen *b'* en *b'* verschuifbaar is. Eindelijk zijn deze bussen draaibaar om de as *a a'*. Zoodoende kan het mondstuk draaien om een

horizontale as, is links en rechts verschuifbaar op die as, kan met die as naar voren en achteren gaan op *s' s'*, in *b' b'* rijzen en dalen en eindelijk draaien om de as *a a'*. Deze as gaat door twee houten armen A A, onderling verbonden door een gebogen horizontaal middenstuk B, van welks midden de stang S uitgaat, die met klemmen *k k* aan de tafel T bevestigd is.

Fig. 2.



Het mondstuk M, waarin de tanden zijn afgedrukt, wordt nu zoo geplaatst, dat de grondlijn, die de draaipunten der oogen verbindt, nauwkeurig samenvalt met de as *a a'*. Om dien stand te bereiken, wordt op een meter afstand van den hoofdhouder een kleine spiegel (fig. 2) geplaatst, waarover een horizontale draad *h h'* loopt, die met de as *a a'* in hetzelfde horizontale vlak ligt. De spiegel staat loodrecht en is evenwijdig aan *a a'*, wanneer men, langs b_1' (Pl. IV fig. 2) ziende, b_2' zich ziet spiegelen in *i*, en omgekeerd b_2' bij het zien langs b_1'. Over den spiegel zijn nog twee verticale draden v_1 en v_2 uitgespannen, op den onderlingen afstand der evenwijdige bliklijnen = 65 mm. Nu wordt de mondhouder zoo om de stang gedraaid en links of rechts geschoven, dat bij rechtstandig hoofd de pupil van het rechter oog zich in *r*, die van het linker

oog in *l* spiegelt. Voorts wordt de mondhouder zooveel naar voren of naar achteren geschoven, tot de oogen zich bij het draaien van den geheelen beugel om de as *a a'* in dezelfde punten *r* en *l* blijven spiegelen. Om nu eindelijk het hoofd nauwkeurig in den primairen stand te brengen, wordt het spiegeltje verwijderd en in plaats daarvan een bandje verticaal opgehangen voor een groot rechtstandig scherm, dat evenwijdig is aan *a a'*, over hetwelk een horizontale lijn loopt in hetzelfde horizontale vlak als *a a'*, en vóór hetwelk aan de linker en aan de rechter zijde draden door een lood verticaal zijn opgehangen. Men fixeere nu, het hoofd bevestigd in den mondhouder, met ieder oog afzonderlijk of met beide te gelijk het roode bandje, ter hoogte der horizontale lijn, en projiciëere de nabeelden afwisselend links en rechts nabij de verticale draden. Spoedig vindt men dan door draaiing van den beugel om de as *a a'* den stand, waarbij de nabeelden verticaal blijven. In dien stand wordt nu door draaiing aan de moeren *m m* de as *a a'* vastgezet, en thans eerst wordt de index *i*, die met sterke wrijving om de as *a a'* bevestigd is, op den graadboog, die aan de buitenzijde van A' bevestigd is, op 0° gesteld. Zoo observeert men in den primairen stand met horizontaal blikvlak. Draait men den beugel om de as *a a'*, dan behouden de horizontale bliklijnen hare plaats in de ruimte: het hoofd draait om de oogen, en het horizontaal blikvlak is dan als stijgend of dalend aan te merken, zooveel graden als de index aanwijst.

De as *a a'* loopt door in de verticale lijsten van het groote vaste raam R R R, dat onbewegelijk op de tafel is vastgeschroefd; en om die zelfde as draaien twee stevige stijlen, aan wier achterste armen P P het geheele raam van het isoscoop bij P' P' (zie plaat IV fig. 1) is verbonden,

in evenwicht gehouden door de verschuifbare gewichten Q Q, aan de voorste armen V V bevestigd. In iederen stand wordt nu bovendien door de moeren *m' m'* alle beweging verhinderd. Een graadboog G toont daarbij de helling aan, die men aan de armen V P en daarmede aan het raam-toestel heeft gegeven. Aan de linker buitenzijde is een graadboog B aangebracht, waarover een wijzer loopt, aan den arm V P bevestigd. In den horizontalen stand dier armen, waarbij het raam-toestel verticaal staat, wordt de index op 0° gesteld. Men kan nu de armen en daarmede het raam draaien om de as *a a'* en zoodoende het blikvlak, dat door het midden der draden gaat, naar boven of beneden doen richten, terwijl het hoofd onbewegelijk blijft. Voor matige helling van het blikvlak wordt van deze beweging alleen gebruik gemaakt: zij is echter te gering, om het blikvlak sterk naar beneden te richten, en zij wordt daarom voor de uiterste helling gecombineerd met draaiing van den beugel en het mondstuk, waarbij het hoofd naar achteren overhelt.

Er blijft nog slechts op te merken, dat onmiddellijk achter de draden een mat glazen plaat als achtergrond kon worden ingeschoven, of wel een rechthoek van karton met draaibare stereoscopische platen: beide volgen dan iedere verandering van de helling van het raamtoestel. Op de tafel achter het raam staat een verschuifbaar scherm en kunnen allerlei voorwerpen plaats vinden.

Zooals uit de beschrijving zal gebleken zijn, is het isoscoop ingericht, om den hoek der schijnbaar verticale en dien der schijnbaar horizontale (trouwens ook van andere) meridianen afzonderlijk en gelijktijdig, dat is bij hunnen wederzijdschen invloed op elkander, te bepalen, en wel bij iedere neiging van het blikvlak en iedere con-

vergentie der bliklijnen, hetzij symmetrische, hetzij (bij het gebruik van ter zijde uitgespannen draden) assymmetrische, en om daarbij den invloed na te gaan van lijnen en voorwerpen van allerlei richting, die in het gezichtsveld vallen.

Ik experimenteerde bij onderlingen afstand der draden van $68^1/_2$ m. m. en liet ze bij het stellen tot 4 m. m. van elkander naderen: zoodoende waren mijne bliklijnen evenwijdig. Des verkiezende kan men de combinaties van Helmholtz of Hering (zie boven bl. 50) gebruiken.

De bepalingen konden snel en nauwkeurig geschieden. Zonder overhaasting kan men zes à zeven bepalingen doen in één minuut, wanneer een ander afleest en opteekent: men stelt, klopt, als men gereed is, er wordt afgelezen, opgeteekend, en bij het woord *klaar!* werpt de hand, die op haar plaats bleef, het raam ter zijde, waarop de inmiddels afgewende oogen zich weder richten en de draden op nieuw gesteld worden. Leest men zelf af, wat slechts voor enkele proeven geoorloofd is, dan moet men na iedere stelling het mondstuk verlaten, om recht tegenover de schaal af te lezen.

b. *Waarnemingen.* Bij de gemakkelijkheid der waarnemingen werden zij zoo dikwijls herhaald, tot omtrent het te beslissen punt volle zekerheid was verkregen: 't is overbodig hier van alle melding te maken; maar ik meende toch niet karig te moeten zijn in het opnemen der uitkomsten.

De aflezing in graden en in decimalen van graden levert bij de berekening der gemiddelden een groot gemak boven die in minuten en secunden. Een gewone reeks bevat 10 bepalingen, waarvan men de waarden

slechts heeft op te tellen, om de gemiddelde te vinden. De reeksen worden aangeduid in romeinsche, de afzonderlijke bepalingen in gewone cijfers. Bestaat een reeks uit minder of meer dan 10 bepalingen, zoo is dit aantal achter het romeinsche cijfer in gewone cijfers toegevoegd. De *waarschijnlijke fout* (*r* voor één waarneming, R voor een reeks van 10 waarnemingen) is klein genoeg. Om ze te vinden, moet men reeksen gebruiken, waarvan de bepalingen op gelijke wijze en met gelijke pauzen zijn geschied. Dit geldt van de onderstaande reeksen, allen op verschillende dagen verkregen, maar ieder de eerste reeks van den dag: zij leeren dus tevens *mijne normale gemiddelde waarde van* V kennen, bij evenwijdige bliklijnen in den primairen stand.

1. Hoek der congruente verticale meridianen.

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
	3°.32	3.	3.22	3.5	3.12	3.5	3
	3°.32	3.6	3.19	3.6	3.03	3.7	3.05
	3°.35	3.3	3.30	3.7	3.18	3.5	3.05
	3°.51	3.3	3.33	3.55	3.27	3.5	3.2
	3°.35	3.1	3.30	3.45	3.28	3.3	3.15
	3°.24	3.1	3.29	3.5	3.18	3.35	3.
	3°.50	3.3	3.48	3.7	3.14	3.43	3.05
	3°.06	3 5	3.30	3.7	3.24	3.3	3.1
	3°.05	3.3	3.33	3.45	3.15	3.46	3.2
	3°.32	3.2	3.19	3.4	3.02	3 45	3.15
Gemiddelden	3°.302	3°.27	3°.293	3°.555	3°.161	3°.449	3°.095
r (voor één waarn.)	0°.1040	0°.1228	0°.0570	0°.0776	0°.060	0°.0796	0°.0512
R (voor 10 waarn.) =	0°.0329	0°.0388	0°.0180	0°.0245	0°.019	0°.0251	0°.0162

2. De eerste reeksen, des morgens genomen, leveren voor dezelfde persoon vrij constante waarden. Voor mij zelven vond ik gemiddeld V = 3°.304, met een waarschijnlijke fout van 0°.1066 voor iederen dag.

Voor verschillende personen loopen daarentegen de waarden zeer uiteen. Van Moll vond bij zich zelven V = 0°.9, bij 26 anderen (waarvan 19 alhier onderzocht), als minimum 0°.093, als maximnm 2°.6. Dit maximum blijft nog beneden het bij mij gevonden cijfer van 3°.304: inzoover een groote waarde groote schommelingen doet verwachten, is die omstandigheid gunstig voor het onderzoek. Dat bij alle personen V positief is, met andere woorden, dat de schijnbaar verticale meridianen bij een ieder naar boven divergeeren, is een feit van groote beteekenis.

Voor de proeven van Dr. van Moll werd een eenvoudiger toestel gebruikt, dan de boven beschrevene, werkende overigens naar hetzelfde beginsel: hij was bestemd, om op verschillende personen V te bepalen, en aangezien ongeoefenden dikwijls moeite hebben, om hunne gezichtslijnen evenwijdig te stellen, lieten wij op een circa 100 Meters verwijderden blinden huisgevel een zwarte plaat bevestigen van 40 ctm. middellijn, nauwkeurig in het kruispunt van het horizontale vlak en het mediaanvlak. Men had nu de genoemde plaat slechts te fixeeren, om de halfbeelden der draden nabij elkander te zien, en het evenwijdig stellen leverde zoodoende geen bezwaar.

3. Al spoedig bleek mij, dat in eenige reeksen van proeven, onmiddellijk na elkander genomen, de waarden van V allengs stijgen. Zoo vond ik, des morgens beginnende, als gemiddelde der vier eerste reeksen:

3°.21; 3°.26; 3°.51; 3°.58.

Later stegen ze tot:

3°.9; 4°.22; 4°.14.

Bij zekere pauze tusschen iedere bepaling namen de waarden weder af:

pauzen van 15″ 30″ 1′ 1′ 5′
gemiddelden: 3°.94; 4°.08; 3°.63; 3°.46; 3°.35.

Later werden de bepalingen zonder pauze hervat en voor vier reeksen gevonden:

3°.57; 3°.83; 3°.65; 3°.78.

Na eene pauze van eenige minuten begonnen ze weer iets lager, maar stegen nog hooger:

3°.64; 3°.62; 3°.93; 4°.13.

Des namiddags verkreeg ik in zeven reeksen:

3°.37; 3°.45; 3°.44; 3°.76; 3°.9; 4°; 4°.12.

Van dertien reeksen, des morgens genomen, leverden de eerste 3°.29, de laatste 4°.02.

Dertien reeksen des avonds, allen in een en twintig minuten verkregen, leverden:

3°.91; 4°.19; 4°.25; 4°.28; 4°.21; 4°.29; 4°.22; 4°.25; 4°.35; 4°.57; 4°.55; 4°.54; 4°.46; 4°.66.

Ook bij de proeven met convergeerende bliklijnen werd de stijging gevonden:

3°.17; 3°.33; 3°.52; 3°.51 1).

In vier dubbele reeksen afwisselend met horizontaal en met 40° naar beneden gericht blikvlak genomen, vertoonde zich voor de beide kategorieën regelmatige stijging:

I.	3°.19.	2°.60.
II.	3°.44.	2°.72.
III.	3°.47.	2°.78.
VI.	3°.65.	2°.83.

1) De convergentie eischt een reductie der afgelezen graden, die voor de hier medegedeelde cijfers niet volbracht is.

De stijging bij voortgezette bepalingen bedraagt bij mij ongeveer één graad. Zij schijnt nauwelijks geringer, wanneer bij den aanvang reeds hooger waarden verkregen werden. Dr. van Moll, bij wien V slechts 0.9 bedraagt, vindt de stijging, waarvan hier sprake is, ook veel geringer, maar toch even onmiskenbaar. Van twaalf reeksen, met een halve minuut rust tusschen elke reeks, leverden de eerste 0°.85, de laatste 1°.29; van zes reeksen, zonder tusschenpoozen genomen, de eerste 0°.82, de laatste 0°.87; van twintig reeksen de eerste 0°.85, de laatste 1.°07, waarmede in dit geval de stijging haar maximum scheen bereikt te hebben.

Men zal hebben opgemerkt, dat de gestegen waarden weder dalen, wanneer men tusschen iedere bepaling een pauze neemt. Begint men met pauzen van een halve tot één minuut voor iedere bepaling, dan kan de stijging reeds geheel uitblijven. Zoo vonden wij in vier reeksen van tien bepalingen:

3°.17; 3°.18; 3°.14; 3°.19.

Een gelijke uitkomst verkreeg Dr. van Moll bij tusschenpoozen van 2 minuten.

4. Ook met den tijd, aan het stellen besteed, stijgt de waarde van V. In den regel zijn twee secunden voldoende, om de halfbeelden evenwijdig te stellen. Aan dien tijd moet men zich houden, om ware en vergelijkbare hoeken te vinden. Onder het stellen, waarbij de halfbeelden ook nu en dan samenvloeien, wordt V grooter en grooter. Een enkel hooger cijfer in een reeks is in den regel daaraan toe te schrijven, dat het juiste stellen niet zoo aanstonds gelukte.

In drie reeksen van tien bepalingen, met één bepaling per minuut, verkreeg ik:

I.	bij korte stelling	3° 16.
II.	bij stelling van 1 minuut	3°.74.
III.	bij korte stelling	3°.39.

de drie reeksen allen met zeer kleine waarschijnlijke fout. In III is de nawerking van II nog te bespeuren.

Zorgt men, dat de halfbeelden op genoegzamen afstand blijven, om geen neiging tot samensmelting te vertoonen, dan kan ook bij langere stelling de stijging grootendeels uitblijven:

I.	snel, zonder pauzen	3°.17
II.	stelling 1 min. zonder samensmelting	3°.19
III.	snel, zonder pauzen	3°.38
IV.	snel, zonder pauzen	3°.48

Hier dus de gewone stijging.

V.	(4.) een halve min. samensmelten	3°.73
VI.	(5.) snel zonder pauze	3°.53
VII.	(4.) 1 min. samensmelten	4°.18
VIII.	(5.) snel zonder pauze	3°.52

5. In het bovenstaande lag voldoende aanwijzing om de oorzaak der stijging in de helling der draden te zoeken. *De invloed dier helling werd daarom nader onderzocht.*

0° beteekent evenwijdige draden.

+ naar boven divergeerende.

— naar boven convergeerende.

De uitkomsten beantwoordden aan de verwachting:

I.	(7.)	snel zonder pauze	3°.12
II.		0°, één minuut gefixeerd	2°.88
III.	(3.)	gewone, lang gesteld	3°.57
IV.	(2.)	+ 6° en + 8°, één min. gefixeerd	4°.85
V.	(2.)	0°, één min. gefixeerd	3°.2

Bij een andere gelegenheid vond ik:

I.	(20)	snel, zonder pauze	3°.28
II.		+ 5°, één min. gefixeerd	4°.
III.	(2)	0° één min. gefixeerd	3°.27
IV.	(10)	telkens afwisselend + 3°	3°.68
		en 0°, één minuut gefixeerd	3°.28

Een andere groep bepalingen gaf de volgende uitkomsten:

I.	(10)	gewone, snel achter elkander	3°.56
II.	(10)	draden op 0°, één min. gefixeerd	3°.08
III.	(10)	„ — 1°, één min. gefixeerd	3°.05
IV.	(10)	„ — 2°, één min. gefixeerd	3°.1
V.	(10)	na pauze, gewone	3°.06
VI.	(7)	+ 3°, één min. gefixeerd	3°.91
VII.	(3)	+ 5°, één min. gefixeerd	4°.57
VIII.	(1)	+ 6°, één min. gefixeerd	4°.5

6. Zijn er door het midden van het raam vaste horizontale draden uitgespannen, dan blijft de stijging van V door voortgezette bepalingen of lang stellen genoegzaam uit en wordt eene reeds ontstane stijging gereduceerd.

Het eerste blijkt uit de volgende gemiddelden van negen reeksen van 10 bepalingen:

3°.21; 3°.12; 3°.07; 3°.04; 3°.18; 3°.14; 3°.28; 3°.10; 3°.09; 3°.20; 3°.02; 3°.21.

Toen de horizontale verwijderd werden, gaven vier reeksen van 5 bepalingen:

3°.5; 3°.99; 4°.05; 4°.19.

En bij het weder plaatsen der horizontale daalden de gemiddelden tot 3°.76; 3°.49; 3°.14. — Hiermede is ook het tweede bewezen.

Bij een andere gelegenheid stegen de gewone reeksen tot 3°.65, 3°.75, 4°.12, 4°.15.

Na het inspannen van horizontale draden, onmiddellijk

5

daling tot 3°.58, 3°.33, 3°.31, 3°.24, in de pause den blik afwendende weder in 20 bepalingen stijging tot gem. 3°.56, en onder blijvende fixatie daling tot 3°.36. Na het wegnemen der draden: 3.°93; 4°.19; na het weder plaatsen 3°.65, 3°.38.

Het effect is treffend. De reductie vertoont zich onmiddellijk, maar wijkt blijkbaar weder spoedig, wanneer de horizontale draden zijn weggenomen.

In een andere groep werd 3°.59 door het inspannen van twee horizontale draden gereduceerd tot 3°.32; 3°.26; bij langer stellen tot 3°.09, 3°.07; en bij het wegnemen der horizontale draden volgde eene stijging tot 3°.63, 3°.81, om bij het weder aanbrengen te dalen tot 3°.49; 3°.38: al deze cijfers zijn gemiddelden van vijftallen.

7. Uit het bovenstaande is gebleken, dat de hoek der congruente meridianen bij evenwijdige bliklijnen zich accommodeert naar de helling der halfbeelden van twee draden. Hetzelfde nu heeft plaats, *wanneer de bliklijnen convergeeren.* De verticale draden werden op een onderlingen afstand van 4.4 c. m. in het raam uitgespannen. Gelijkzijdige halfbeelden nabij elkander brengende, verkreeg men een convergentie op 75 centimeters.

In vier reeksen werd V gevonden:

I. (zonder reductie voor de convergentie) 3°.17; 3°.32; 3°.52; 3°.51.

Later, na verschillende proeven: twee reeksen (beide van 4) 4°.6; na het fixeeren op + 7° en + 8°, 5°.13, na het fixeeren op + 10°, waarbij de vereenigde halfbeelden eene sterke helling vertoonen, 5°.88.

In vijf reeksen, ieder van vijf gewone bepalingen daalde V nu weder zeer regelmatig tot 5°.53; 5°.37; 5°.05; 5°.02; 5°. Een paar minuten later verkreeg ik 5°.17.

Door één minuut fixeeren der onder 0° staande draden, onmiddellijk daling tot 3°.96; vervolgens, bij fixatie onder — 5° en — 3°, tot iets verder, tot 3°.75, en bij fixatie onder + 10°, onmiddellijk weder stijging tot 5°.3.

8. Wijzigt zich V, ook bij convergentie naar de helling der halfbeelden, dan moest men onderstellen, dat V, zich evenzeer zou accommodeeren naar de helling van een gefixeerd voorwerp.

a. In het raam werd een staafje bevestigd achtereenvolgens, a. achteroverhellend, b. rechtstandig of vooroverhellend. Gelijktijdig met het fixeeren van het staafje konden ook de draden schijnbaar verticaal worden gesteld.

Zoodoende verkreeg ik:

a. 1.	achterover	4°.03	b. 2.	rechtstandig	2°.6
4.	„	4°.2	3.	voorover	3°.2
5.	sterk „	4°.5	6.	„	4°.17
8.	„ „	4°.47	7.	rechtstandig	3°.69
10.	één min. gefix.	4°.98	9.	„	3°.59
a.	Gemiddeld	4°.38	b.	Gemiddeld	3°.66

Tusschen vooroverhellend en rechtstandig geen merkbaar verschil.

Sterker nog was het effect van:

b. een vierkant raam R, 50 centimeters hoog, 60 centimeters breed, waarin 40 zwarte banden, ieder breed 4 millimeters, met tusschenruimten van bijna 1 centimeter, evenwijdig aan elkander waren uitgespannen. Dit raam is draaibaar om een horizontale as, evenwijdig aan de as *a a′* van den hoofdhouder en in hetzelfde horizontale vlak gelegen. Het werd op 30 centimeters achter de draden van het isoscoop, dus 60 centimeters van het oog, geplaatst. Met evenwijdige bliklijnen zag ieder oog andere banden, maar vielen de beelden op elkander.

Tusschen de zwarte banden werden de halfbeelden der roode draden gezien en evenwijdig gesteld.

I.	Vóór het plaatsen van R.	= 3°.53
II.	R verticaal, bliklijnen evenwijdig.	= 2°.21
III.	R verticaal, na binoculaire convergentie op R.	= 3°
IV.	R. bedekt. 3.1. 3.2. 3.35. 3.5. 3.3. 3.4.	= 3°.30
V.	even als III.	= 3°
VI.	R. 65° achterover, gefixeerd, daarna V	= 4.°05
	80° " " "	= 4°.3
VII.	Gewone bepalingen, scherm vóór R.	= 3°.69
VIII.	id., twee horizontale draden door het raam gespannen.	= 3°.48

Men ziet, dat het zien der verticale banden V reduceert, sterker bij evenwijdige bliklijnen dan bij het fixeeren met convergentie: trouwens, in dit laatste geval kon het stellen der roode draden niet gelijktijdig geschieden en het effect kon gedeeltelijk verdwijnen, alvorens bij evenwijdige bliklijnen het stellen volbracht was. Men ziet verder, hoe het fixeeren van R bij achteroverhelling V aanmerkelijk doet stijgen en hoe die stijging eerst langzamerhand verdwijnt.

Aanm. Helt het raam met zwarte lijnen achterover, dan schijnt de helling bij gewone binoculaire fixatie (met de daartoe gevorderde convergentie) veel sterker dan bij evenwijdige gezichtslijnen, waarbij de halfbeelden van verschillende draden versmelten.

Om bij het fixeeren der zwarte banden gelijktijdig de roode draden te kunnen stellen, worden deze in het isoscoop op 36 m.m. tot elkander gebracht: bij het fixeeren der banden, die op 60 c.m. van het oog staan, vertoonen zich nu de draden 6 m m. van elkander, waarbij ze nauwkeurig kunnen worden gesteld. Blijkbaar belemmeren de gefixeerde zwarte banden het blijvend waar-

nemen der roode halfbeelden in hunne tusschenruimten. Vaak verdwijnt de eene, niet zelden beide te gelijk. De waarneming levert dus eenig bezwaar. Door de bovenste of onderste helft der banden met een klein scherm te bedekken, worden de halfbeelden op het scherm bestendig genoeg; maar de invloed der banden op den stand der meridianen, blijkt nu minder groot te zijn:

I.	R, op 60 Ctm. verticaal.	0°.95
II.	In plaats van R, een scherm op 60 Ctm.	2°.27
III.	Even als II (4 uren later).	2°.22
IV.	Scherm op 95 Ctm.	3°.3
V.	Scherm weer op 60 Ctm.	2°.25
VI.	R verticaal op 60 Ctm.	0°.4
	Onderhelft van R, bedekt.	1°.2
	Bovenhelft " " "	1°
	Weder onbedekt.	0°.5

In deze proeven bleef de convergentie gelijk, als bepaald door den afstand, waarop de halfbeelden der 38 mm. van elkander staande draden werden gebracht.

Worden, bij het gebruik van een sterkeren convexen bril, de banden slechts diffuus, de roode draden scherp gezien, dan wordt de invloed van het bandraam verzwakt.

9. Wanneer men afwisselend een tijd lang een rechtstandig en een sterk achteroverhellende bladzijde leest, zoo leveren de respectieve reeksen van V, onmiddellijk daarna verkregen, nauwlijks verschil. Daarentegen is van het lezen eener onmiddellijk achter het raam geplaatste bladzijde afwisselend rechtstandig (of zelfs voorover) en achterover eenig effect te bespeuren.

Zoo vond ik:

bladzijde	verticaal;	achteroverhellend;
	1. 3°.40	2. 3°.66
	4. 3°.75	3. 3°.95
gem.	3°.58	3°.81

Een reeks gewone bepalingen snel achter elkander gaf hierop 3°.31.

Nu werd weder gelezen met bladzijde:

1.	rechtstandig	2°.85	2.	45° achterover	3°.13
3.	voorover	3.°36	4.	60° „	3°.2
5.	„	2°.98	6.	70° „	3°.78
7.	„	3°.49			
gem.		3°.17			3°.37

Bij een andere gelegenheid werd verkregen:

Bladzijde	Rechtstandig.		Achteroverhellend.
I. (3.)	3°.5	II. (5.)	3°.98
II. (2.)	3°.48	IX. (2.)	3°.9
V. (2.)	3°.58	VI. (2.)	4°.17
VII. (2.)	3°.7	VIII. (3.)	3°.93
XI. (1.)	3°.6		
gem.	3°.55		3°.99.

In deze reeksen is het effect zeer regelmatig. Dat het gering is, vindt zijn verklaring in den domineerenden invloed der horizontale regels, die zich sterker doen gelden dan de verticale grenzen der bladzijden en hare gedrukte gedeelten en der onvolkomen correspondeerende rechtstandige letterstreepen.

10. In het bovenstaande vinden wij reeds talrijke gegevens aangaande het verdwijnen der verkregen effecten.

Het voornaamste daaromtrent vatten wij hier in de volgende regels samen:

1°. Negatieve effecten (vermindering van V) verdwijnen sneller dan positieve.

2°. Een korte invloed kan krachtig werken; maar het effect verdwijnt dan spoedig, eerst snel dan langzamer.

3°. Na lange inwerking van den invloed houden de effecten ook zeer lang aan en keeren onder denzelfden invloed gemakkelijk weer, wanneer zij nagenoeg verdwenen zijn.

4°. De effecten zijn op den volgenden dag nog niet verdwenen. In een periode, waarin men zich veel met proeven bezig houdt, die een positief effect hebben, kan V dagen lang stijgende blijven.

5°. Een aanhoudend positief effect kan door een korten negatieven invloed worden opgeheven, maar keert terug, om zich op de gewone wijze langzaam te verliezen. Wij vinden een analogie er van in de werking van calabar bij atropine-mydriasis, en in prikkeling der acceleratores bij vertraagde hartcontracties onder vagus-prikkeling. (Ludwig).

6°. Gelijkzijdige rolbewegingen door neiging van het hoofd naar den schouder en voorbijgaande sterke convergentie oefenen geen invloed op het verloop der verkregen effecten.

7°. Iedere invloed blijft overigens zijn effect op gelijke wijze openbaren, zoowel des morgens bij kleinere als des avonds (na vele genomen proeven) bij grootere waarden van V. Ten bewijze hiervan mogen de twee onderstaande groepen van proeven strekken, die bovendien geschikt zijn, om verschillende effecten meer aanschouwelijk te maken.

Onderlinge afstand der draden = 72 mm. Evenwijdige bliklijnen.

A. 22 *Maart 's avonds* 8½ *uur.*	*B.* 23 *Maart 's morgens* 10 *uren.*
Des morgens vele bepalingen, waardoor V van 3°.37 tot 4°.29 gestegen was.	Een weinig gelezen en geschreven.

a. Drie reeksen van 10 bepalingen met eene korte pauze tusschen iedere reeks.

3°.88, 4°.02, 3°.99.	3°.46, 3°.44, 3°.34.

b. Telkens de draden op + 8° een paar minuten gefixeerd: sterke stijging.

5°, 5°.45, 5°.25 = 5°.23.	4°.25, 3°.85 4° = 4°.03.

Telkens een paar minuten op + 10°.

6°, 5°.35, 5°.5, 6°.35 = 5°.8.	4°.3, 4°.3, 4°.6, 5° = 4°.55.

c. Gewone reeksen, evenals I.

5°.24, 5°.25, 5°.23, 5°.21, 5°.29.	4°.27, 4°.08, 4°.24, 4°.27, 4°.23.

Na één minuut rust.

5°.19.	4°.20.

d. De draden op 0°, één minuut gefixeerd.

4°.39, 5°.02.	4°.12, 4°.21.

Het effect, zichtbaar in de eerste reeks, verliest zich weder in de tweede.

e. De draden op 0°, twee minuten gefixeerd.

4°.7, 5°.01.	3°.93, 4°.24.

Grooter effect van twee minuten, zich in de tweede reeks ook weder verliezende.

f. Draden op — 2°, twee minuten gefixeerd.

4°.58, 4°.87.	3°.8, 4°.07.

g. Hierop volgen proeven, later te beschrijven, waarin door rechtstreekschen invloed op de horizontale meridianen de hoek der congruente verticale sterk gereduceerd wordt, in opvolgende reeksen tot

3°.59, 3°.3, 2°.81, 2°.04.	2°.81, 2°.02, 1°.89, 1°.69.

Na dergelijke reductie stijgen de waarden in de afzonderlijke bepalingen zeer snel:

4.45, 4.5, 4.3, 4 9, 5. gem. 4°.63? 1°.7, 1°.6, 3°, 3°.1, 3°.4. gem. 2°.56.

4.85, 4.8, 4.9, 5.2, 5. gem. 4°.95. 3°.2, 3°.36, 3° 2, 3°.5, 3°.75 gem. 3°.45.

h. Hierop volgen proeven, bewijzende, dat afwisselende overhelling naar rechter of linker schouder zonder invloed blijft.

De gewone reeksen leveren hierop:

gem. 4°.85. gem. 4°.395.

i. Na fixatie der draden op + 10°, gedurende één minuut.

5°.4, 5°.3, 5°, 4°.9, 5°.15°. 4°.9, 4°.7, 4°.5, 4°.5, 4°.75.

5°, 5°.05, 4°.8, 4°.7, 4°.6. 4°.3, 4°.4, 4°.5, 4°.25, 4°.4.

Wij constateeren een belangrijke stijging voor de eerste bepaling en vrij regelmatige daling in de negen daarop volgende.

In de beide groepen A en B ziet men een merkwaardige overeenkomst in de onder gelijken invloed verkregen effecten. Inmiddels zijn, zooals te verwachten was, de waarden van A en B allengs tot elkander genaderd.

11. Op een stuk carton worden twee gelijke reeksen, ieder van 9 verticale lijnen, bevestigd, de correspondeerende lijnen 64 mm. van elkander, zoodat bij het stereoscopisch versmelten der reeksen de gezichtslijnen evenwijdig zijn. De afzonderlijke lijnen van iedere reeks staan op 6.5 mm. van elkander. Dit carton wordt verticaal achter op het raam geplaatst. In het raam zijn de twee roode draden 64 + 6.5 = 70.5 mm. van elkander, zoodat hunne halfbeelden zich juist in de tusschenruimten der middelste versmoltene zwarte lijnen vertoonen. Bij die versmelting

plaatst men nu de halfbeelden der roode draden schijnbaar evenwijdig en leest als V den hoek af, waaronder zij nu staan. Men constateert zoodoende den invloed, dien het samensmelten der zwarte lijnen op V uitoefent. Maar, waarop het hier vooral aankomt, men vindt door den hoek x, waaronder de lijnen staan, van V af te trekken, tevens *onder welken hoek ij der congruente meridianen ze zijn samengesmolten.* Het eerst wordt die bepaling gemaakt bij evenwijdigen stand van de lijnen der beide reeksen. Maar men kan de lijnen van iedere reeks op het carton, draaiende om het fixeerpunt, verschillende richting geven, dus symmetrisch onder een hoek met elkander stellen, en nu met de halfbeelden der roode draden weder V bepalen, en vindt nu ook verder, onder welken hoek der schijnbaar congruente meridianen de beide niet evenwijdige reeksen zijn versmolten.

Een paar groepen van waarnemingen, naar deze methode verricht, laat ik hier volgen:

Gewone stelling V = 3°.322.

Onmiddellijk daarna (reeksen van 5 waarnemingen)

x	V	ij
0°	+ 1°.45	+ 1°.45
— 2°	+ 0°.79	+ 2°.79
— 4°	+ 0°.68	+ 4°.68
0°	+ 1°.336	+ 1°.336
+ 2°	+ 2°.35	+ 0°.35
+ 4°	+ 3°.45	— 0°.55
+ 6°	+ 4°.52	— 1°.48
+ 8°	+ 5°.09	— 2°.91
0°	+ 2°.04	+ 2°.04
Gewone stelling		3°.87

Deze stijging der gewone (boven 3°.322) toont aan, dat de effecten der bepalingen bij x = 6° en = 8°,

ondanks de laatste bepaling bij 0° (met V = 2°.04), nog nagebleven zijn: men ziet, hoe ook de bepalingen bij x = 0° door die bij negatieve waarden gedaald, door die bij positieve waarden gestegen waren (1°.45; 1°.336; 2°.04).

Op het oordeel over de helling der lijnen en draden bij deze proef, kom ik zoo aanstonds terug.

In in een tweede groep vond ik gewone stelling V = 3°.062. Onmiddellijk daarna (reeksen van 5 waarnemingen):

x	V	ij
0°	1°.17	1°.17
0°	0°.85	0°.85
+ 2°	1°.82	— 0°.18
+ 4°	2°.89	— 1°.11
+ 6°	3°.45	— 2°.55
+ 8°	4°.17	— 3°.83
+ 10°	4°.65	— 5° 35
0°	1°.49	1°.49
0°	1°.32	1°.32
— 2°	0°.65	2°.65
— 4°	0°.55	4°.55
— 6°	— 0°.11	5°.89
0°	1°.52	1°.52
0°	1°.30	1°.30

Gewone stelling V = 3°.54.
id. id. V = 3°.52.

Ook hier blijkt V bij gewone stelling en bij x = 0° gestegen te zijn.

12. De methode, bij ons onderzoek gevolgd, bestaat in het vergelijken der halfbeelden van rechter en van linker oog, welke halfbeelden onwillekeurig ook soms samenvielen, en die men willekeurig kon doen versmelten.

Zij voert ons dus op het gebied der stereoscopie en bood mij de gelegenheid aan, op dat gebied eenige waarnemingen te doen, waarvan ik de uitkomsten hier in het kort laat volgen. Men neme in aanmerking, dat bij al de proeven het hoofd onbewegelijk in den hoofdhouder bevestigd was.

a. De lijn der versmolten halfbeelden van twee draden vertoont zich in een verticaal vlak, wanneer de draden evenwijdig zijn. Divergeeren deze naar boven, dan helt het beeld achterover, divergeeren ze naar beneden, voorover. Dit geldt niet slechts bij evenwijdige, maar ook bij convergeerende en divergeerende bliklijnen, — door wijziging van den onderlingen afstand der draden gemakkelijk te verkrijgen.

b. Bij evenwijdige bliklijnen is het oordeel omtrent de ligging van het draden-beeld in betrekking tot het verticale vlak zeer onvolkomen en kan bij standvastig horizontaal blikvlak schier geheel ontbreken. Divergeeren of convergeeren de draden, dan kan, bij standvastig horizontaal blikvlak, de voorstelling der correspondeerende helling ook genoegzaam uitblijven, om zich bij herhaald op- en neerwaarts richten van het blikvlak (waarbij het samenvallen der halfbeelden verandering van convergentie vordert) ook slechts onvolkomen te ontwikkelen — hoezeer toch altijd in juisten zin.

c. Bij convergeerende bliklijnen is het oordeel over de helling van het draden-beeld buiten het verticale vlak wel nauwkeuriger, maar laat toch nog veel te wenschen over, — tenzij het convergentiepunt ongeveer in het scherm ligt, dat den achtergrond vormt.

Ook van een raam, waarin verticale draden zijn uitgespannen, neemt men de helling op het blikvlak met convergeerende bliklijnen beter waar, dan met evenwij-

dige, onder samensmelting der halfbeelden van verschillende draden.

d. Men beoordeelt met de grootste precisie het samenvallen van het convergentiepunt met het vlak van een scherm, waarvoor men geaccommodeerd is. De geringste afwijking verraadt zich in de dubbelbeelden van accidenteele punten, vlekken of strepen. Is het scherm verticaal, dan valt het beeld uit de versmoltene halfbeelden van twee evenwijdige in een verticaal vlak gelegen draden daarmede over zijn geheele lengte samen: de kleinste oneffenheid van het scherm wordt herkend. Divergeeren de draden naar boven of naar beneden, dan wordt ook met de grootste precisie het punt aangewezen, waar het voor- of achteroverhellende beeld het scherm snijdt. Reeds bij het fixeeren van dit punt ontwikkelt zich een juiste voorstelling van de richting en, bij op en neer zien langs het beeld, eveneens van den graad der helling: dikwijls echter komt het voor, dat, waar de draad als achter het scherm moet gezien worden, de voorstelling der helling onvolkomen blijft en het beeld dus juist in het fixeerpunt, dat met het scherm samenvalt, een knik vormt.

e. De volkomen ontwikkelde helling wordt terstond onvolkomen en verdwijnt in sommige gevallen zelfs geheel, zoodra men het scherm dichter bij het raam en dus buiten het convergentie-punt der bliklijnen brengt, — blijkbaar, omdat het effect der halfbeelden van accidenteele vlekjes daarmede verdwijnt. — Ik overtuigde mij, dat bij de gewone waarnemingen met het stereoscoop toevallig samentreffende accidenteele punten der niet geheel homogeene papiervlakte voor eenvoudige figuren insgelijks de voorstelling in de ruimte kan bevorderen: van enkelvoudige *lijnen* laat het stereoscopisch effect

ook overigens veel te wenschen over. Veel scherper kenmerkt zich het afstandsverschil van twee *punten*, beide nagenoeg met het blikpunt samenvallende.

f. Het oordeel over de richting der versmolten halfbeelden is niet absoluut, maar wijzigt zich naar dat van het vlak, waarop men projiciëert. Tot opheldering dienen eenige waarnemingen met behulp der twee reeksen van overlangsche zwarte lijnen, onder 10 beschreven.

I. Roode *draden* op 0°, *lijnen* op 0°.

Beide vertoonen zich verticaal.

II. Roode *draden* op 0°, zwarte *lijnen* op — 2°, daarna op — 3°.

De *lijnen* vertoonen zich verticaal, de *draden* achterover hellend.

Ook bij het op en neer zien langs de *draden*, blijven deze sterk achterover hellen en verkrijgt men de voorstelling, als moest men de convergentie veranderen.

Op en neer over de *lijnen* ziende, ziet men deze allengs voorover hellen, zoodat draad en lijnen bijna onder gelijke hoeken met de verticaal als door elkander steken.

De oorzaak, waarom de lijnen, ondanks hare symmetrische helling onder een hoek x, bij samensmelting zich gaarne verticaal vertoonen, is voor een deel dáárin te zoeken, dat zij gekleefd zijn op een carton, waaraan men een verticalen stand toekent. Bij proeven met horizontale lijnen en met draaiende bladzijden zal dit nog nader blijken. Het was genoeg hier te doen zien, dat de voorstelling, die uit de richting der halfbeelden geboren wordt, voor een deel slechts relatief is.

Dit wijst ons op hoek V als factor der stereoscopische waarneming.

Hierover hoop ik afzonderlijk te handelen.

OVER DE GELEIDING DER IRRITATIE IN DE HARTSPIER,

DOOR

TH. W. ENGELMANN.

Bij eene vroegere gelegenheid 1) heb ik het vermoeden geopperd, dat de geleiding der irritatie in de spierzelfstandigheid van het hart 2) niet door middel van zenuwen, maar door rechtstreeksche mededeeling van den prikkel van spiercel op spiercel tot stand komt. Zoowel met het

---

1) M. J. Bouvin, over den bouw en de beweging der ureteres. Onderzoekingen gedaan in het physiol. laborat. der Utrechtsche Hoogesch. Tweede Reeks. Deel II, 1869. blz. 400.

2) Ik heb in het volgende altijd slechts de *kamerspier* op het oog, en laat de vraag, hoe de irritatie binnen de boezems en van boezem op kamer of omgekeerd voortschrijdt, geheel buiten beschouwing. — Het spierweefsel van de boezems wijkt in meer dan een opzicht van dat der kamer af. Komt het mij nu ook al zeer waarschijnlijk voor, dat ten aanzien van de geleiding der irritatie binnen de boezems hetzelfde geldt als voor de geleiding in de kamer, zoo acht ik toch nadere bewijzen voor wenschelijk. — Dat de geleiding der irritatie van boezem op kamer en omgekeerd door middel van zenuwen en ganglien plaats heeft, kan niet wel betwijfeld worden.

oog op de physiologische geleidingsprocessen in het algemeen, als op de mechaniek van het hart in 't bijzonder, kwam het mij wenschelijk voor, dit vermoeden nader te toetsen.

Zoolang men de hartspier beschouwde als opgebouwd te zijn uit vertakte, door een eigen vlies begrensde dwarsgestreepte spiervezelen met vele kernen, uit elementen dus, die behalve in den vorm niet belangrijk van de gewone willekeurig bewegelijke spiervezelen zouden afwijken, onderstelde men, dat iedere vezel afzonderlijk door middel van zenuwen van het in het hart gelegen centrum uit geïnnerveerd werd. Sedert men weet, dat deze vezelen slechts producten van kunstmatige verscheuring der spierzelfstandigheid en zelven nog samengesteld zijn uit de ware histiologische elementen: cellen met éene kern, zonder omhullend vlies, schijnt men vrij algemeen eene geïsoleerde innervatie der laatstgenoemde primitieve spiercellen aan te nemen.

De gronden, waarom ik meende deze voorstelling te moeten verwerpen en de spiercellen voor rechtstreeks physiologisch geleidend met elkander verbonden te achten, waren gelegen in de talrijke anatomische en physiologische analogien, die tusschen de hartkamer en de spierbuis van den ureter worden gevonden. Voor de laatste nu was bewezen, dat zij zich in betrekking tot de geleiding der irritatie als éene enkele colossale holle spiervezel zonder zenuwen verhoudt.

De punten van overeenkomst tusschen hart en ureter zijn voornamelijk de volgende: beider spiermassas zijn opgebouwd uit contractiele cellen, die noch door omhullende vliezen, noch door tusschenruimten van meetbare breedte 1)

---

1) Van de spleten tusschen de enkele *spierbundels* of *spierbalken* wordt natuurlijk afgezien. Zij komen voor de vraag die het hier

van elkander gescheiden zijn; in beide worden slechts zeer weinig zenuw-uiteinden gevonden, veel minder dan het aantal spiervezelen bedraagt; gangliëncellen ontbreken, met uitzondering van enkele zeer beperkte plaatsen, in beide geheel en al. — Beide kunnen van iedere plaats uit tot contractie op alle plaatsen genoopt worden, in beide kan zich dus de irritatie van de rechtstreeks geprikkelde plaats naar alle anderen voortplanten. Dit geldt ook van ieder, door mes of schaar geïsoleerd stuk van beide. De voortplanting heeft in beide naar het schijnt in iedere richting met dezelfde snelheid plaats en wel met eene snelheid, zeer veel geringer dan die der zenuwgeleiding 1).

Zeker gaven deze feiten het recht, om de hypothese der rechtstreeksche spiergeleiding ook op het hart toe te passen, te meer, omdat deze, naar mij voorkwam, de éénige was, die door geen enkel feit weersproken werd. Intusschen hoopte ik hare juistheid nog meer rechtstreeks te zullen kunnen bewijzen. Zoodanig bewijs nu wordt, meen ik, door de volgende proef geleverd.

Snijdt men de hartekamer van eenen kikvorsch met behulp van eene spitse, tot aan de punt volkomen scherpe schaar in twee of meer, telkens slechts door een uiterst dun bruggetje van spierzelfstandigheid nog onderling samenhangende stukjes, dan contraheeren zich, na eenigen tijd, bij prikkeling van één dier stukjes, achtereenvolgens ook alle andere.

Het is volkomen onverschillig, op welke plaatsen de

---

geldt niet in aanmerking, omdat de verschillende spierbundels toch allen onder elkander door celcontact samenhangen.

1) Er zijn nog talrijke andere punten van overeenkomst tusschen beide. Ik volsta hier met die te noemen, welke voor de theorie van het geleidingsproces van rechtstreeksch belang zijn.

enkele stukjes onderling blijven samenhangen; vereischte is alléén, dat ze door *spierzelfstandigheid* met elkander samenhangen: *de irritatie kan dus in de kamerspier van ieder punt naar ieder ander punt langs ieder ander punt zich voortplanten.*

Dit nu is slechts op tweederlei wijze mogelijk: òf de irritatie kan rechtstreeks van cel tot cel voortschrijden, òf elke cel is met hare buren door bijzondere anatomische elementen, b. v. zenuwdraadjes, verbonden, welke de prikkeling van cel tot cel overbrengen.

De laatste voorstelling is onhoudbaar.

Vooreerst pleiten er tegen de resultaten van het mikroskopisch anatomisch onderzoek. Allen, die de kamerspier nader onderzocht hebben, weten, dat men op de meeste plaatsen zelfs met de uitstekende methodes, waarover de histiologie thans beschikt, niet in staat is, eenig zenuwdraadje of ander nerveus element te ontdekken. Slechts in de onmiddellijke nabijheid der ganglia aan de kamerbasis is het spierweefsel er betrekkelijk rijk aan. Met de meeste zorg onderzocht ik talrijke der dunne spierbruggetjes — soms van niet meer dan $^1/_2$ □ mm. dikte — waarvan het geleidingsvermogen vooraf door de proef was geconstateerd 1), en — twee gevallen uitgezonderd waarin het bruggetje de kamerbasis zeer nabij was gelegen — heb ik geen spoor van zenuwvezelen kunnen vinden; evenmin gangliëncellen of daaraan herinnerende b. v. kernachtige vormbestanddeelen.

Wilde men dus medewerking van zenuwapparaten bij de geleiding blijven onderstellen, dan zou men onzicht-

1) De stukjes werden versch in serum of keukenzout ($^1/_2$—1 °/₀), of na behandeling met verdund azijnzuur en glycerine, of met osmiumzuur ($^1/_2$—$1^1/_2$ °/₀), of met goudchloride onderzocht.

baar dunne, telkens twee naburige cellen met elkander verbindende draadjes moeten aannemen. Aangezien deze echter geen eigen kernen bezitten, zich dus niet uit bijzondere embryonale cellen ontwikkelen, zouden ze toch slechts als uitloopers, dus als deelen der spiercellen, niet als zelfstandige anatomische elementen kunnen worden opgevat, derhalve uit een anatomisch-genetisch oogpunt den naam van zenuwen niet verdienen. En van physiologischen kant zoude hun die naam slechts daarom mogen gegeven worden, omdat ze op de wijze van zenuwen als geleiders van een prikkel fungeeren. Deze functie komt intusschen ook aan de eigen zelfstandigheid der spiercel toe, zooals het voortschrijden der contractie binnen de cellen zelve bewijst. Ook uit dit oogpunt zoude dus het recht vervallen, om hier van zenuwgeleiding te spreken.

De voorstelling, waartoe alle feiten nopen, is die, dat het irritatie-proces rechtstreeks van cel op cel wordt overgebracht, zonder tusschenkomst van bijzondere anatomische elementen. En wel moet men zich denken, dat die voortplanting op dezelfde wijze geschiedt als binnen ieder afzonderlijke cel.

Bij de buitengewoon groote gevoeligheid der hartspier voor mechanische prikkels zoude men aan de mogelijkheid kunnen denken, dat de contractie van iedere cel als (mechanische) prikkel op de naburige cellen zoude werken. Zoodanige voorstelling is intusschen in strijd met de groote voortplantingssnelheid der irritatie in de kamer. Deze bedraagt voor het normale kikvorschhart zeker meer dan 20 mm. in de secunde (z. later.) Het stadium van latente energie der hartspiervezelen duurt volgens rechtstreeksche door mij genomen bepalingen in het gunstigst geval ten minste $^1/_{20}$ sec. De duur van het stadium der latente werking bleek in hooge mate van de

sterkte van den prikkel afhankelijk te zijn. Ik vond het b. v. in eene reeks proeven bij minimale sterkte van prikkeling (50 mm. rolafstand, 1 Grove, niet polariseerbare electroden) (gemidd. uit 10 bepalingen) = 0.124 sec., bij 0 rolafstand (gem. uit 6 bep.) = 0.0954 sec., in een ander geval bij 75 mm. rolafst. (gem. uit 5 bep.) = 0.1280 sec., bij 0 mm. (gem. uit 9 bepal.) = 0.0985 sec.; in een derde geval bij 55 mm. (gem. uit 10 bepal.) = 0.1095 sec., bij 0 mm. (gem. uit 7 bepal.) = 0.0857 sec. — Dit resultaat is belangrijk, omdat de sterkte van prikkeling op grootte en verloop der contractie zonder invloed is. Toen de omvang der contractie tengevolge van het afsterven reeds tot op een derde gedaald was, was de duur van latente werking nog niet merkbaar veranderd. — De lengte der vezelcellen van het hart bedraagt gemiddeld minder dan 0.2 mm. Op eene lengte van 20 mm. komen dus ten minste 100 cellen. De voortplanting der contractie door een stuk van die lengte zoude dus ook in het meest gunstig geval meer dan $100 \times {}^1/_{20}$ sec. = 5 sec., in plaats van minder dan 1 sec., vereischen. Het gelijkmatig en — vooral in latere perioden van het afsterven — zeer langzaam verloop der contractie maakt het buitendien reeds hoogst onwaarschijnlijk, dat zij als mechanische prikkel zoude kunnen werken. Eindelijk wordt zoodanig vermoeden ten overvloede wederlegd door het feit, dat de negatieve schommeling van den hartspierstroom bij het golfsgewijze voortschrijden der irritatie de contractie ver vooruitloopt 1). Niet de contractie dus werkt als prikkel van cel op cel, maar het onzichtbaar moleculair-

1) Naders hieromtrent zal ik in een tweede artikel omtrent „de electromotorische verschijnselen der spierzelfstandigheid van het hart" mededeelen.

proces van irritatie, dat de oorzaak der contractie is.

Van den kant der algemeene moleculair-physiologie is tegen deze voorstelling niets in te brengen, aangezien de cellen zoo niet op alle plaatsen harer oppervlakte, toch zeker op de meeste met elkander in moleculair contact — niet door waarneembare tusschenruimten van elkander gescheiden — zijn, en buitendien niet door celvliezen omhuld worden, maar tot aan de oppervlakte uit prikkelbare stof bestaan. Maar zelfs indien iedere cel overal door eene waarneembare ruimte van hare buren gescheiden ware, zoude onze voorstelling nog juist kunnen zijn, mits de onderlinge afstand der celoppervlakten een zekere uiterst geringe grootte niet overschreed.

Vroeger 1) heb ik reeds gewezen op de hoogst belangrijke ontdekking van H. Quincke 2), dat de afstanden waarop capillariteitswerking, dus een moleculaire werking, zich uit, niet onmeetbaar klein, ja soms zelfs zoo groot zijn, dat ze onder zekere voorwaarden nog in het bereik van het optisch vermogen onzer tegenwoordige mikroskopen vallen. Wie zegt ons nu, dat de afstanden op welke het moleculairproces der irritatie in de spier zich kan mededeelen, buiten de grenzen van ons waarnemingsvermogen moeten liggen?

Neemt men in aanmerking, dat men hier met hevige chemische, electrische en thermische bewegingen van uiterst gemakkelijk verplaatsbare deeltjes in een waterrijk medium te doen heeft, dan zal men goed doen, die afstanden niet te gering te schatten. Met het oog hierop

---

1) Over de peristaltische beweging, in 't bijzonder die van het darmkanaal. Deze Onderzoek. Derde Reeks. I. blz. 42.

2) Poggendorffs Annalen. Bd. CXXXVII. 1869. blz. 402.

is het zeker van beteekenis, dat de irritatie in het hart steeds maximaal, dus ook de werkingsstraal der in toestand van prikkeling verkeerende moleculen steeds een maximum, dus zoo gunstig mogelijk is. Hoe groot die werkingsstraal in waarheid is of worden kan, is tegenwoordig nog niet te zeggen; zeker mag alleen heeten, dat, zoo zij nog binnen de grenzen van het waarneembare valt, zij deze grenzen althans niet ver overschrijdt.

Er dient nu nog gevraagd te worden, of er onder de bijzondere verschijnselen, die het hart oplevert, geene zijn, die tegen onze hypothese pleiten! Uit eigen waarneming zijn mij dergelijke feiten niet bekend. Ik mag hieraan eenige waarde hechten, omdat ik sedert eenige jaren mij dikwijls vrij uitvoerig en uit verschillende oogpunten met de physiologie van het hart, bepaaldelijk der kamerspier, heb bezig gehouden en daarbij nagenoeg alle tot dusverre bekende verschijnselen — altijd met het oog op de hier uitgesproken hypothese van geleiding — gecontroleerd heb.

Ook in de literatuur vind ik geen feit vermeld, dat niet zonder moeite met onze theorie zoude in overeenstemming te brengen zijn. Slechts enkele nieuwere opgaven, die er schijnbaar niet mede strooken, dienen onze aandacht een oogenblik bezig te houden. Zij betreffen de vraag, langs welken weg de kamer bij normale of kunstmatige prikkeling den stoot tot contractie ontvangt.

Volgens onze theorie der geleiding behoeft er voor het ontstaan van eene algemeene (maximale) contractie der der kamer slechts op één enkel punt der kamerspierzelfstandigheid prikkeling plaats te grijpen, en wel is het onverschillig, waar dit punt is gelegen 1). Een enkele

1) Dit zoude zelfs met het oog op de voortstuwing van het bloed door de kamer, zoo niet geheel, dan toch bijna onverschillig kunnen zijn.

motorische zenuwvezel, ontspringende uit een enkele gangliëncel, als rhythmisch werkzaam centrum, zou dus theoretisch voldoende zijn, om de beweging der kamer zoo niet volkomen dan toch nagenoeg op de normale wijze te doen geschieden. Intusschen is onze theorie even goed in overeenstemming met de voorstelling, dat iedere normale systole het gevolg is van eene gelijktijdige prikkeling der kamerspier op verscheidene, ja zelfs op zeer vele plaatsen, dus van prikkeling van een zeker aantal van motorische zenuwvezelen. Zoodanige voorstelling beantwoordt buiten twijfel aan de waarheid: getuigen reeds de talrijke gangliëncellen en hieruit ontspringende zenuwvezelen, die aan de kamerbasis worden gevonden. Ik wil daarom ook niet de onmogelijkheid ontkennen van het feit, dat Pagliani 1) dikwijls meent geconstateerd te hebben, het feit, nl., dat bij rechtstreeksche prikkeling der kameroppervlakte de contractie niet (zooals men op grond van mijne theorie misschien had kunnen verwachten) op de primair geprikkelde, maar op eene daarvan verwijderde plaats begint. Doch dit feit heb ik nooit kunnen waarnemen 2.) Om het te verklaren, zoude men moeten aannemen, óf dat er een op grooteren afstand van de plaats van prikkeling eindigende motorische zenuwvezel geïrriteerd werd, óf dat de prikkel een sensibele vezel trof, die langs reflectorischen weg op een verwijderd punt samentrekking uitlokte.

Pagliani schijnt alle door rechtstreeksche prikke-

---

1) L. Pagliani, Ueber die Function der Herzganglien, in: Moleschott Untersuchungen zur Naturlehre etc. XI. Band. 1874. blz. 364 en 377.

2) Evenals de contractie zag ik ook de negatieve Schwankung in talrijke proeven, waarover ik spoedig hoop te handelen, steeds van de plaats van prikkeling uitgaan.

ling der kamer opgewekte contracties voor reflectorische te houden. Hij zegt (l. c. blz. 375—376):

„Durch dasselbe Experiment" — (mechanische prikkeling met de punt van een naald) — ist es mir überdies gelungen, in der überzeugendsten Weise festzustellen, dass wirklich durch die mechanische Reizung sensibler Fasern in den häutigen Ueberzügen des Herzfleisches die Zusammenziehung desselben auf reflectorischem Wege bewirkt wird. Ich habe in einem Theile der Wand das Muskelgewebe entblösst, indem ich oberflächlich einen dünnen Theil mitsammt dem Häutchen abtrug, und habe alsdann mit der Spitze einer Nadel oder einer feinen Pincette dasselbe Gewebe gereizt, ohne dass es mir gelungen wäre, in dem Herzen eine Bewegung hervorzubringen, selbst dann nicht, wenn ich viel kräftiger reizte, als an den häutigen Oberflächen, wenn ich nur so vorging, dass diese in keiner Weise gereizt wurden" Dezelfde proef heeft hij aan de afgesneden kamerpunt herhaald, die, naar men door Ludwig weet, uit zich zelve in rust blijft, elken mechanischen prikkel echter met een enkele contractie beantwoordt. „Auch in diesem Falle" zegt Pagliani (l. c. blz. 376) „beobachtete ich genau, dass ich nur dann eine Zusammenziehung erwirkte, wenn die Reizung auf der häutigen Oberfläche angebracht wurde, und nicht, wenn ich auch viel stärker das entblösste Muskelgewebe reizte."

Ik heb deze proeven, die tevens het bestaan van een eigen irritabiliteit der hartspiervezelen onwaarschijnlijk zouden maken, dikwijls met de meeste zorg, deels vroeger reeds genomen, deels nu naar aanleiding van Paglianis opgaven herhaald, kom echter tot juist het tegenovergestelde resultaat als deze. Ik kan het ektocardium van een volkomen versche uiterst gevoelige kamerpunt met behulp

van een fijne pincet vrij hevig knijpen en trekken, zonder contractie op te wekken. Om contractie te verkrijgen is zonder uitzondering medeprikkeling der spierzelfstandigheid noodig. Zooals trouwens te wachten was, bleek het, dat de nog met endo- of ektocardium bekleede spiervezelen veel gevoeliger waren dan vezelen, die door een snede waren blootgelegd. Bij de buitengewoon geringe dikte van het ektocardium en de nog veel geringere van het endocardium is het overigens uiterst moeilijk, de onmiddellijk er onder liggende spiervezelen niet mede te kneuzen. In deze omstandigheid vindt vermoedelijk de afwijkende uitkomst van Pagliani hare verklaring. Streng bewijzend kunnen dergelijke proeven natuurlijk niet zijn, aangezien men nooit de volkomen zekerheid heeft, dat uitsluitend het spierweefsel of uitsluitend het endo- of ektocardium geprikkeld werd. Vooral prikkeling van het spierweefsel zonder gelijktijdige prikkeling van het endocardium schijnt nagenoeg onmogelijk, want de spiermassa der kamer, is overal tot op uiterst geringen afstand (ca. 0.02 mm.) van het ektocardium doorzet van capillare spleten 1), die met de kamerholte communiceeren

---

1) Deze capillaire spleten vervullen physiologisch de rol van echte haarvaten, zooals die bij de hoogere vertebrata gevonden worden. Bij de systole van den kamerwand ontlasten ze hun bloed in de kamerholte, bij de diastole vullen ze zich weder. Laat men door een in diastole stilstaande kamer van uit den boezem serum, keukenzoutsolutie of een ander indifferent vocht, dat geen bloedlichaampjes bevat, stroomen (b. v. op de wijze, als dit in de proeven van Bowditch, Luciani en Kronecker geschiedt), zoo wordt daarbij, zooals het mikroskoop leert, het in de capillaire spleten nog aanwezige bloed slechts zeer onvolkomen verwijderd. Dit geschiedt eerst, wanneer de kamer ten gevolge van prikkeling zich contraheert. Hieruit, in verband met het resultaat der onderzoekingen van Kronecker (Das charak-

en met een voortzetting van het endotheel van het endocardium bekleed zijn.

De hypothese, dat alle door rechtstreeksche prikkeling van de hartekamer uitgelokte contracties van reflectorischen aard zouden zijn, is in elk geval onhoudbaar. Zij valt door het feit, dat ook het kleinste uitgesneden stukje kamerspier, onverschillig uit welk gedeelte der kamer genomen, bij directe locale prikkeling zich in zijn geheel maximaal, d. i. zoo sterk samentrekt, als het op dien tijd zich tengevolge van eenigen prikkel maar samentrekken kan. Om dit feit volgens de reflexiehypothese te verklaren, zoude men in ieder kleinste spierfragment een volkomen reflexie-apparaat moeten aannemen, hetgeen, naar wij boven zagen, in strijd is met de anatomische feiten, en evenzoo physiologisch alle waarschijnlijkheid mist.

---

teristische Merkmal der Herzmuskelbewegung. Beiträge zur Anatomie u. Physiol. als Festgabe Carl Ludwig etc. gewidmet. 1875. blz. CXCIX) dat „de spierzelfstandigheid van het hart slechts met behulp van altijd versch voedingsmaterieel gelijkmatig vermag te functioneeren," wordt naar mij voorkomt de gunstige invloed verklaard, dien onder bepaalde omstandigheden de contractie zelve op grootte en kracht van verkorting der kamerspier uitoefent, o. a. het verschijnsel der „Treppe," door Bowditch beschreven, het onvolkomen herstellend vermogen van een bloedstroom, in geval er niet gelijktijdig contractie opgewekt wordt, en andere verwante door Kronecker onlangs (l. c.) medegedeelde feiten. Daarbij wil ik niet ontkennen, dat ook de beweging als zoodanig reeds, en wel hoogstwaarschijnlijk door de daarmede verbonden verplaatsing der in de cellen geïmbibeerde deeltjes van voedingsvocht, na langeren rust aanvankelijk een eenigszins herstellenden invloed zoude kunnen uitoefenen. Dit wordt zelfs daardoor zeer waarschijnlijk, dat het verschijnsel der „Treppe" ook aan het bloedledige hart is waar te nemen. Hiervan heb ik mij dikwijls door middel van de registratie-methode overtuigd.

Of er in eenig ander geval langs reflectorischen weg van de kamer uit systole der kamer opgewekt worden kan, is daarmede natuurlijk niet ontkend. Intusschen vind ik het bewijs nergens geleverd.

Er is nog één punt, waaruit men een bezwaar tegen onze hypothese zoude kunnen opperen. Men zou kunnen vragen: waarom plant zich niet even goed als het physiologisch irritatie-proces ook het proces van afsterven, de lijkstijfheid, van cel tot cel in de kamerspier voort? Wij zien immers, dat in de dwars gestreepte spiervezelen en naar het schijnt ook in de zenuwstammen overal waar geleiding der irritatie ook voortplanting van den dood mogelijk is! In het hart nu beperkt zich het afsterven buiten twijfel tot de rechtstreeks aangetaste cellen. Immers hoe zouden anders hartwonden kunnen genezen, hoe de Middeldorpfsche acupunctuur ongestraft kunnen verricht worden? Ik legde bij een aantal kikvorschen door een zoo klein mogelijke huidsnede het hart bloot, doodde bij den eene door kneuzen met een pincet de kamerpunt in de uitgestrektheid van meerdere millimeters, bij anderen sneed ik, zonder de hartsholte te openen, kleine stukjes van het hartvleesch van de kamerbasis weg. De kikvorschen werden afzonderlijk bewaard en toen zij bleven leven, na verloop van 1, 2 of 3 maanden gedood. De harten van allen klopten regelmatig en waren behalve op de plaats waar de kneuzing of verwonding door de schaar had plaats gehad, normaal van aanzien. Bloeduitstorting uit het hart scheen, met uitzondering van een geval, niet opgetreden te zijn. Buiten twijfel waren dus uitsluitend de rechtstreeks gewonde cellen afgestorven. — Ook eenige zeer merkwaardige feiten, betreffende de electromotorische werking der hartspier na plaatselijke vernieling, waarover ik op eene

andere plaats uitvoerig zal berichten, leiden tot hetzelfde resultaat.

Ligt nu hierin geen bezwaar voor onze theorie? Buiten twijfel zoude dit het geval zijn, indien elders werkelijk overal waar geleiding van een physiologisch irritatieproces mogelijk is, tevens geleidingsvermogen ten aanzien van het proces van afsterven bestond. Dit is echter geenszins het geval. Onderzoekt men de verschillende gevallen nader, dan komt men tot het resultaat, dat het proces van afsterven nergens van ééne cel tot de andere door contact medegedeeld wordt, maar dat het zich steeds tot de rechtstreeks aangedane cellen bepaalt, en wel ook in die gevallen, waar de cellen gedurende het leven hunnen irritatietoestand door contact aan elkander mededeelen. Dergelijke cellen, die gedurende het leven met verlies van hare eigen physiologische individualiteit tot een individu van hoogere orde inééngesmolten zijn, hernemen bij het afsterven van hare individualiteit. Zij leven, zoo mag men het uitdrukken, gemeenschappelijk, maar sterven geïsoleerd.

Ter nadere staving van deze, uit een praktisch, of als men wil teleologisch standpunt zeker hoogst belangrijke wet, wijs ik in de eerste plaats op de tallooze voorbeelden van circumscripten dood van witte en grijze stof van het centrale zenuwstelsel, zooals die tengevolge van verwonding, bloeduitstorting, drukking door gezwellen en parasiten, plaatselinge ontsteking enz. voorkomt. Deze gevallen bewijzen althans, dat het afsterven niet naar alle plaatsen van het zenuwstelsel wordt voortgeplant, waarheen de physiologische prikkel kan geleid worden. Dat het juist de grenzen der cellen zijn, die aan het voortschrijden van den dood belemmerend in den weg staan, is hier nog niet bewezen, intusschen reeds daarom zeer waar-

schijnlijk, omdat er geen redenen bestaan, waarom het proces van afsterven binnen een cel tot stilstand zoude komen.

Ik wijs in de tweede plaats op het bekende feit, dat in het centrale stuk van een doorgesneden gemengden zenuwstam de motorische vezelen slechts onmiddellijk op de plaats van doorsnijding degenereeren. Hier meen ik, op grond van eenige waarnemingen op doorgesneden ischiadici van kikvorschen, te mogen beweren, dat de degeneratie zich in iedere vezel inderdaad tot juist aan de eerstvolgende insnoering van Ranvier, dus tot aan de centrale grens der door de snede rechtstreeks getroffen cel, voortplant 1).

1) Dat de overige zenuwvezelen, dus de sensibele in het peripherische en centrale, de motorische in het peripherische stuk, over hare geheele lengte degenereeren, bewijst natuurlijk niets tegen onze stelling. Want de oorzaken van het afsterven zijn in deze drie gevallen op alle plaatsen van de lengte der vezelen werkzaam: in het tweede en derde werkt als zoodanig de absolute rust, in het eerste en tweede de opheffing van den samenhang met het centraalorgaan. De invloed van laatstgenoemd moment, tot dusverre meest in eene duistere „voedende" werking gezocht, die zich van de gangliëncellen van het centrum uit door de zenuwvezelen zoude voortplanten, is, naar mij voorkomt, door de anatomische onderzoekingen von Key (Studien in der Anatomie des Nervensystems. Arch. f. mikr. Anat. 1 73. IX. blz. 308) verstaanbaar geworden, en wel daarin te zoeken, dat, tengevolge van de doorsnijding, de lympha niet meer op normale wijze (naar de centra) uit het peripherisch stuk afgevoerd wordt. Er heeft dus een voedingsstoornis plaats, die ten slotte tot degeneratie zal kunnen leiden. Na doorsnijding van het chiasma n. opticorum van kikvorschen, waardoor de circulatie in de gezichtszenuwen en aan het netvlies niet gestoord werd, vond Krenchel — en ik heb dit in een geval nog 5 maanden na de operatie geconstateerd — de vezelen in het peripherisch stuk in 't geheel niet of slechts tot op 1 hoogstens 2 mm. van de doorsnede gedegenereerd. (Onderz. III R. III. blz. 16 vlg.).

Een ander voorbeeld leveren de met trilhaar-epithelium bedekte slijmvliezen. Op deze zijn, zooals ik vroeger nader beschreef, de cellen gedurende het leven door contact geleidend verbonden, de prikkel tot beweging der haartjes plant zich golfsgewijs, rechtstreeks van cel tot cel, voort. Doodt men nu een gedeelte van het epithelium, b. v. mechanisch of thermisch, zoo blijven de niet rechtstreeks aangetaste cellen leven. Ik heb mij hiervan aan het mondslijmvlies van kikvorschen nog 4 en 5 maanden na de operatie en insgelijks aan de kieuwen van verscheidene Bivalvae uit het zoete water overtuigd.

Verder wijs ik op de gladde spierrokken van ureter en darmkanaal, die ook bij plaatselijke beleediging slechts plaatselijk afsterven.

Na deze analogiën zal natuurlijk niemand meer de theorie der rechtstreeksche geleiding der irritatie door de hartspier kunnen bestrijden op grond van het feit, dat voortgeleiding van het proces van afsterven van cel tot cel in het hart niet plaats heeft.

Ik keer na deze theoretische beschouwingen tot de in het begin van dit stuk beschrevene proef terug, ten einde eenige bijzonderheden, die daarbij deels door den waarnemer in aanmerking dienen genomen te worden, deels ter waarneming zich aanbieden, nog nader te beschrijven.

In den eersten tijd na de operatie pleegt de geleiding door de bruggetjes, die de enkele stukjes der kamer met elkander verbinden, nog niet mogelijk te zijn 1), althans niet, wanneer de bruggetjes zeer smal gemaakt

1) Hieruit verklaart zich zeker, dat ons verschijnsel niet vroeger reeds opgemerkt werd.

werden. De contractie beperkt zich dan tot het rechtstreeks — hetzij kunstmatig, hetzij natuurlijk (van den boezem uit) — geprikkelde stuk. Allengs echter herstelt zich het geleidingsvermogen der verbindende strookjes, en wel duidelijk des te spoediger, hoe geringer de voorafgaande mechanische beleediging was. Dikwijls moet men minuten, ja een kwartier uurs en langer wachten, voor dat de geleiding door alle bruggetjes hersteld is. In enkele gevallen was dit zelfs eerst na meer dan een uur het geval. Men dient dus in den regel het hart na de operatie in eene vochtige ruimte eenigen tijd te laten rusten. Overigens spreekt het van zelf, dat soms de geleiding tengevolge der mechanische beleediging der bruggetjes bij de operatie voor altijd kan blijven opgeheven. Dit gebeurde mij meer dan eens in de warme zomermaanden, maar bijna uitsluitend bij hartekamers, die ook voor directe electrische en mechanische prikkels spoedig ongevoelig werden.

Hoe grooter het aantal stukjes, waarin het hart gesplitst wordt, en hoe dunner de verbindende bruggetjes, des te moeilijker gelukt natuurlijk de proef. Men mag echter groote kamers (van 6—7 mm. lengte) gerustelijk in vier of vijf deelen splitsen en de bruggetjes tot op ongeveer ½ □ mm. dwarse doorsnede reduceeren, zonder de proef te zien mislukken.

Hangt een stuk der kamer nog met den kloppenden boezem samen, dan contraheert zich, zoodra het geleidingsvermogen overal hersteld is, na de systole van den boezem eerst dit stuk der kamer, daarna het hieraan grenzende tweede, vervolgens het derde enz. — Toont het praeparaat geen spontane bewegingen meer, dan hangt de volgorde, waarin de enkele stukjes bij kunstmatige prikkeling zich samentrekken, slechts daarvan af, welk

stuk direct geprikkeld werd: dit trekt zich het eerst samen en daarna de anderen, des te later, hoe verder zij van het primair geprikkelde stuk af gelegen zijn. Nooit springt de contractie een stuk over. In ieder stukje is zij maximaal, d. i. zoo groot als zij op dien tijd maar zijn kan.

Het geleidingsvermogen van een brug herstelt zich dikwijls spoediger, wanneer het eene of de beide aangrenzende stukjes van tijd tot tijd, b. v. met intervallen van eenige secunden, geprikkeld worden. Bij prikkeling van het eerste stuk met constante intervallen — b. v. bij natuurlijke irritatie van uit den regelmatig kloppenden boezem — maar ook bij kunstmatige (electrische) prikkeling pleegt aanvankelijk het tweede stuk niet op iedere contractie van het eerste met contractie te reageeren, maar telkens b. v. op de tweede, derde, vierde, of nog zeldzamer. Allengs echter worden er minder contracties overgeslagen, totdat eindelijk — na verloop van minuten — elke contractie van het eerste door een samentrekking van het tweede gevolgd wordt. Dan is dus de prikkel die van het eerste op het tweede uitgeoefend wordt, om met Bowditch te spreken, onfeilbaar geworden 1). Tusschen het tweede en het derde stuk herhaalt zich hetzelfde als tusschen het eerste en tweede, enz. Hierbij gebeurt het o. a., dat het derde stuk na elke vierde en tegelijkertijd het tweede stuk na elke tweede contractie van het primair geprikkelde stuk zich samentrekt, totdat ten slotte zich allen met dezelfde frequentie contraheeren. Er moet echter opgemerkt worden, dat niet zelden, zoodra een nieuw stuk begint, zich na het primair geprikkelde te contraheeren, gelijktijdig ook een of meer verder daarop-

---

1) De verklaring hiervan ligt in de boven blz. 89, Aanmerk. aangevoerde feiten.

volgende dit doen. Hier had zich dan klaarblijkelijk het geleidingsvermogen der laatste bruggetjes, ook zonder den opwekkenden invloed der prikkeling, voldoende hersteld.

De snelheid, waarmede de irritatie zich door de spierzelfstandigheid der kamer voortplant, is in normalen toestand zoo groot, dat alle plaatsen zich schijnbaar tegelijkertijd samentrekken. Ook nadat de kamer meermalen is ingesneden, kan ze nog zoo groot zijn, dat de contractie, waar ze ook primair moge opgewekt zijn, gelijktijdig in de verschillende stukjes schijnt te beginnen. Intusschen ontstaat deze schijn toch alleen bij zeer versche krachtige kamers. In den regel, vooral wanneer het geleidingsvermogen der bruggetjes eerst na eenigen tijd rust teruggekeerd is, en altijd in het later verloop der proef, is het niet moeielijk, het golfsgewijs voortschrijden der contractie met het oog waar te nemen. Dikwijls merkt men duidelijk op, dat de geleiding door de bruggetjes langzamer dan in de grootere stukjes plaats heeft. Want elk van de laatste trekt zich soms nog schijnbaar gelijktijdig op alle plaatsen te samen, terwijl tusschen de contractie van het eene en die van het daarop volgende stuk een merkbaren tijd verloopt. Dit is vooral duidelijk in den allereersten tijd na herstelling van het geleidingsvermogen der bruggetjes. Later kan ook in de bruggetjes de voortplanting schijnbaar met dezelfde snelheid als in de overige spiermassa geschieden. Meestal is ze dan echter in de grootere stukjes reeds merkbaar gedaald. Ook de grootte van verkorting is dan niet onbelangrijk verminderd.

De gemiddelde geleidingssnelheid, met behulp van een op $1/4$ sec. gestelden metronoom op 10—12 mm. lange, door gepaste insnijdingen uit de kamer verkregen spierstrookjes bepaald, werd in maximo ca. 30 mm. in de sec., gewoonlijk slechts 10—20 mm. gevonden. Deze

waarde ligt natuurlijk nog ver beneden de normale grootte. Later, met voortgaand afsterven, daalt zij tot nog veel geringer. Bepalingen worden in dit geval echter daardoor onmogelijk of althans zeer onnauwkeurig: dat de contractie gelijktijdig in omvang zeer vermindert.

Zeer duidelijk en zonder fijnere hulpmiddelen kon de invloed der temperatuur op de geleidingssnelheid aangetoond worden. Afkoeling van 17° C. op 5° C. was voldoende, om de snelheid van ca. 20 tot 8—10 mm. in de secunde te doen dalen. Bij allengsche verheffing der temperatuur tot op de eerste hoogte steeg ook de geleidingsnelheid weder allengs tot op ca. 20 mm.

Ook deze opgaven hebben betrekking tot het hart van Rana esculenta en temporaria. Intusschen mag men aannemen, dat ze, met ondergeschikte wijzigingen, betreffende vooral de snelheid, waarmede de verschijnselen verloopen, voor alle gewervelde dieren geldig zijn. Dat het mechanisme der geleiding in de kamer bij alle vertebraten in beginsel hetzelfde is, daarvan heb ik mij nog bijzonder overtuigd, door de in het begin vermelde proef ook bij visschen (Anguilla fluviatilis, Tinca chrysitis), reptiliën (Tropidonotus natrix, Testudo graeca) en zoogdieren (Mus musculus en decumanus, Lepus cunïculus) te herhalen, en wel met positieve uitkomst. Bij de warmbloedige dieren wordt echter het onderzoek door het spoedig afnemen der prikkelbaarheid, bij visschen door de allicht opkomende spontane contracties der verschillende kamerstukjes bemoeilijkt.

OVER ONTWIKKELING EN VOORTPLANTING VAN INFUSORIA,

MET PLAAT V.

DOOR

TH. W. ENGELMANN.

De tegenwoordige toestand onzer kennis der infusoria levert een der meest treffende bewijzen voor de hooge, veelzijdige waarde der ontogenie op biologisch terrein. Helaas een negatief bewijs! Onze onbekendheid met de ontwikkeling der meeste infusoria, de onzekerheid omtrent het verband en de beteekenis van vele der tot nu toe bekende ontogenetische feiten, hebben in iedere richting nadeelig op de wetenschappelijke ontwikkeling onzer kennis der infusoria gewerkt. Zij zijn de oorzaak, dat de morphologische beteekenis van het lichaam der infusoria en daarmede de plaats der afgietseldiertjes in het natuurlijk stelsel, hunne stamverwantschap met andere dierreeksen, nog altijd niet onbetwist vast staat; zij zijn de oorzaak, dat men omtrent de onderlinge verwantschap, de al- of niet-zelfstandigheid van vele vormen van infusoria — ik herinner slechts aan de Acinetinen, bepaaldelijk Sphaerophrya — het niet eens worden kan. In physiologisch opzicht is om dezelfde

redenen de verwarring niet minder groot: als verdeeling en knopvorming wordt hier beschreven wat dáár voor conjugatie verklaard wordt; bevruchting door spermatozoa noemt de één hetgeen volgens anderen niets is dan indringen van bacterien; deze ziet echte embrya waar gene van parasiten spreekt, enz. Onder deze omstandigheden worden nauwkeurige ontogenetische onderzoekingen boven alles gevorderd. De volgende bladzijden leveren eenige bijdragen in die richting.

1.) Ontwikkeling van Opalina ranarum binnen het darmkanaal van den kikvorsch.

De soorten van het geslacht *Opalina* Stein 1) (Purk. en Valent.) wijken in meer dan een opzicht zoo zeer van de overige Ciliata af, dat ze, naar men weet, reeds herhaaldelijk 2) niet voor echte infusoria maar voor ontwikkelingsvormen, hetzij embrya hetzij larven, van hoogere dieren, o. a. ingewandswormen werden verklaard. Zelfs nu nog worden soms twijfel omtrent hunne plaats in het stelsel geopperd 3). Inderdaad, mondopening, anus en contractile vacuolen worden bij hun gemist en van

---

1) Ik bedoel hier het genus Opalina, in den engeren omvang, daaraan door Stein gegeven (Sitzungsber. der K. böhm. Gesellsch. der Wissensch. v. 17 Dec. 1860). Het bestaat uit de soorten Op. ranarum, dimidiata en obtrigona St.

2) o. a. door Max Schultze (Beitr. z. Naturgesch. d. Turbell. p. 70) en Claparède et Lachmann (Études sur l. Infus. I. blz. 373).

3) Stein, Organismus d. Infusionsth. Zweite Abth. 1867. blz. 11. — Later, op blz. 160, spreekt zich St., op grond van het bestaan van overgangsvormen (Anoplophrya), vrij positief voor de infusorien-natuur van Opalina uit.

de talrijke kleine blaasjes, door L e y d i g 1) bij O. ranarum ontdekt en voor kernen gehouden, betwijfelen S t e i n 2) e. a., of ze als homologa van de solide nuclei der overige infusoria mogen worden beschouwd. Voegt men hierbij, dat, niettegenstaande de Opalinae tot de meest gewone wezens behooren, niets hoegenaamd omtrent hunne ontwikkeling en voortplanting bekend is, terwijl toch bij nagenoeg alle infusoria althans geslachtelooze voortplanting (door verdeeling of knopvorming) tot de gewone verschijnselen behoort, zoo heeft men redenen genoeg om de Opalinae eener bijzondere belangstelling voor waardig te achten.

Het kwam mij voor, dat men, om eenig licht omtrent de ontwikkeling van Opalina te verkrijgen, tot het onderzoek van den darminhoud van k i k v o r s c h l a r v e n zoude moeten opklimmen. Die gedachte lag voor de hand In ontwikkelde kikvorschen ontmoet men nooit wezenlijk verschillende ontwikkelingsphasen: alle individus plegen, tot op niet zeer belangrijke verschillen in grootte en vorm na, aan elkander gelijk te zijn. Buiten den kikvorschdarm wordt Opalina ranarum niet waargenomen, zij schijnt zelfs niet eens in water te k u n n e n leven, althans vergaat zij, na in rivier- of ander water overgebracht te zijn, binnen een dag of zelfs weinige uren onder sterke opzwelling. Ook in de maag kan ze, wegens

---

1) L e h r b u c h der H i s t o l o g i e etc. blz. 17. Hier worden de Opalinae ronduit voor veelcellige wezens verklaard. L e y d i g zegt nog nader: „von besonders schönzelligem Bau erscheint mir die helle Randzone an der Opalina aus dem Mastdarm des Bombinator igneus."

2) l. c. blz. 11. — Op blz. 160 evenwel meent hij, deze blaasjes „dürften sich schliesslich doch noch als die Elemente eines zusammengesetzten Nucleus herausstellen."

de daar heerschende sterk zure reactie, niet leven. Ze wordt dan ook trouwens altijd slechts in het onderste gedeelte van het darmkanaal, bepaaldelijk in den wijden endeldarm gevonden. De immigratie kan dus in het volwassene dier niet plaats hebben. Vroeger reeds had ik opgemerkt, dat in zeer jonge kikvorschen over 't algemeen veel kleinere en eenigszins anders gevormde exemplaren van Opalina ranarum gevonden worden, dan in oudere dieren. Door nu het onderzoek uit te breiden op kikvorschlarven, die ik in groote glazen water uit de eieren zich liet ontwikkelen, gelukte het mij, de ontwikkeling van Opalina, voor zoo verre zij in het darmkanaal van den kikvorsch afloopt, te leeren kennen.

De vroegste stadia ontmoette ik in kikvorschlarven, wier lichaam ongeveer 7 mm., wier staart omstreeks 17—19 mm. lang was. Hier vond ik in het met plantenresten gevulde darmkanaal talrijke kleurlooze bolvormige kysten van ongeveer 0.01—0.025 mm. middellijn en minder dan 0.001 mm. wanddikte (Fig. 1 en 2, Pl. V). In iedere kyste lag, de ruimte er van niet geheel vullende, een met lange, zacht golvende trilharen bekleed, naar het scheen vrij smal en langwerpig, kleurloos, fijn overlangs gestreept diertje opgerold. Het lichaam scheen overigens uit structuurloos, tamelijk korrelvrij protoplasma te bestaan. Contractile ruimten waren er niet in te ontdekken. Na inwerking van azijnzuur kwam een donkere bolvormige kern van ca. 0.003—0.004 mm. middellijn te voorschijn (Fig. 2).

Tusschen deze kysten bewogen zich zeer talrijke kleine infusoria, die blijkbaar ten deele identisch met de in de kysten beslotene diertjes, ten deele niets anders dan verdere ontwikkelingstoestanden van dezen, en wel, zooals aanstonds bleek, jonge individu's van Opalina

ranarum waren. De kleinsten (Fig. 3, 4) hadden een lang gestrekt ovaal, eenigszins plat, achter allengs tot een soort van staart zich verlengend lichaam. Hunne lengte bedroeg 0.04—0.05 mm., waarvan ongeveer de helft op den staart kwam. De grootste dikte bedroeg ca. 0.006 mm. Hunne oppervlakte was fijn overlangs gestreept en gelijkmatig met ongeveer 0.006—0.008 mm. lange trilharen bezet. Op de plaats van grootste dikte bevatte het protoplasmatisch lichaam een bolvormige kern van 0.003—0.004 mm. middellijn. Deze vertoonde zich in de levende exemplaren, vooral na toevoeging van een weinig keukenzoutsolutie van 0.5—1°/o, als een tamelijk heldere, eenigszins matte kring; na toevoeging van azijnzuur werd ze veel duidelijker, verkreeg donkere dubbele randen en een korreligen inhoud; tevens kwam aan de oppervlakte van het allengs verbleekend protoplasma een betrekkelijk dikke cuticula te voorschijn. — Contractile vacuolen ontbraken. — Morphologisch beantwoordden dus de diertjes volkomen aan een enkele cel; ze waren niet meer samengesteld dan b. v. gewone trilhaarcellen.

Van deze kleinste individus, die zich zeer levendig wormsgewijs door het vocht bewogen, werden nu in dezelfde, en vooral in iets grootere kikvorschlarven alle denkbare overgangsvormen tot de bekende typische vorm van Op. ranarum gevonden (Fig. 5—15). De zeer breede platte vormen, die den volwassenen toestand der Opalina ranarum karakteriseeren, traden eerst in den jongen kikvorsch op. De kleinste zooeven beschreven vormen werden dan niet meer gevonden, maar wel tusschenstadia zooals in Fig. 12—14 zijn afgebeeld.

De ontwikkeling, zooals die uit eene vergelijking der verschillende naast elkander gevonden vormen moet worden afgeleid, bestaat nu daarin, dat het lichaam, terwijl het

bestendig in volumen toeneemt, allengs breeder en betrekkelijk platter, eindelijk tot de bekende groote vrij dunne schijf wordt. De kern splitst zich daarbij door herhaalde verdeeling in een ten slotte zeer groot aantal van blaasjes, dezelfde die door Leydig ontdekt, en zooals nu blijkt terecht voor kernen gehouden werden. Zonder moeite vond ik niet alleen exemplaren met 1, 2, 3, 4 enz. tot meer dan 30 kernen, maar ook, vooral jongere, individus met de meest verschillende stadia van kernverdeeling (z. o. a. Fig. 9). In 't algemeen waren én aantal én totaalvolumen der kernen des te grooter hoe grooter de Opalina. Hoe meer kernen, des te kleiner waren ze ook gemiddeld, en tevens des te moeilijker waar te nemen, des te dunner vooral de kernmembraan die na inwerking van azijnzuur te voorschijn kwam (z. Fig. 7—14).

Nooit vertoonde de protoplasmatische zelfstandigheid van het lichaam eenige teekenen van verdeeling of klieving: zij blijft ten allen tijde ééne samenhangende massa als van ééne enkele cel 1). Opalina ranarum kan dus nóch ontogenetisch nóch phylogenetisch in de ontwikkelingsreeks der hoogere, door klieving en kiembladvorming gekarakteriseerde, dierstammen, der Metazoa van Haeckel, te huis behooren, maar is een echt Protozoon in den zin van den zoöloog van Jena 2).

1) Legt men bij het oordeel over de morphologische individualiteit het meeste gewicht op de verhouding van het protoplasma der cel, zonder op de vermeerdering der kern te letten, dan moet men zeggen: Opalina ranarum is en blijft gedurende hare ontwikkeling een éëncellig organisme.

2) Zie over het begrip der Metazoa en Protozoa en in 't bijzonder over de morphologische waarde van lichaam en kern der infusoria de lichtvolle verhandeling van Haeckel: Zur Morphologie der Infusorien. Ienaische Zeitschr. Bd. VII. 1873.

Ik geloof niet, dat men tegen deze gevolgtrekking bezwaren zal kunnen hebben op grond van het feit, dat wij nog niet weten, hoe de kleine in de kysten besloten individua zich hunnerzijds uit de groote Opalinen ontwikkelen. Immers na de boven medegedeelde feiten mag men niet aannemen, dat de kleine individua reeds hoogere, veelcellige organismen waren. Hoe zij zich uit de groote ontwikkelen heb ik niettegenstaande velerlei pogingen niet te weten kunnen krijgen. Binnen het darmkanaal van levende kikvorschen zag ik nooit verdere ontwikkelingsphasen van Opalina, evenmin in het darmkanaal van gedoodde of natuurlijk gestorvene kikvorschen, die onder verschillende condities (droog, in staand en stroomend water liggende, bij temperaturen tusschen de 10 en 26° C., met en zonder geopenden buik) bewaard en tot zoo lang na den dood onderzocht werden, dat er geen levend infusorium meer in den darminhoud gevonden werd 1).

2.) Ware knopvorming bij Vorticella.

Knopvorming, vroeger algemeen bij de Vorticellinen als modus van voortplanting naast overlangsche verdeeling aangenomen, wordt naar men weet, sedert de belangrijke ontdekking der knopvormige conjugatie door Stein 2), ontkent. Hetgeen men er voor gehouden heeft, is volgens Stein niets anders dan conjugatie van kleine, door snel

---

1) Bij deze proeven bleken Balantidium entozoon en ook Nyctotherus cordiformis langer dan Opalina wederstand te bieden. Enkele exemplaren werden nog in geheel verrotte kikvorschen levend gevonden. Uit den darm in water gebracht zag ik Balantidium zich enkysteeren, hetgeen ook door Stein l. c. blz. 318 reeds waargenomen werd, Opalina nooit.

2) Organismus etc II. blz. 73.

herhaalde verdeeling ontstane individus (Kleinsprösslinge, Mikrogonidien Stein 1)) met grootere exemplaren derzelfde soort. Dit conjugatieproces zoude, evenals de conjugatie van andere infusoria, volgens Stein, de stoot geven tot ontwikkeling van embrya uit den nucleus, dus een ware geslachtelijke vereeniging zijn.

Hoewel Stein zelf, naar het schijnt, nooit een mikrogonidium van het oogenblik af dat het zij steel verliet, gevolgd is tot op het moment, waarop het zich op een ander individu vastzette, om er mede in één te smelten, waren toch de gronden, die hij voor het bestaan van een dergelijk proces aanvoerde, van zooveel gewicht, dat men, ook zonder de directe empirische bevestiging, spoedig daarna door Greeff 2) gegeven, niet meer aan het voorkomen eener knopvormige conjugatie mocht twijfelen. Inderdaad is het dan ook niet moeilijk bij eenig navorschen Steins opgaven te bevestigen. Ik zelve heb in de laatste 7 jaren, niettegenstaande ik mij gedurende dien tijd slechts vrij zelden en meer terloops met het onderzoek van infusoria kon bezig houden, de ontwikkeling der mikrogonidien met daarop volgende conjugatie bij Carchesium polypinum en Epistylis plicatilis, en evenzoo de knopvormige conjugatie bij Vorticella convallaria en microstoma reeds herhaaldelijk door alle stadia kunnen volgen. Hierbij vond ik, van de latere gevolgen der conjugatie afgezien, in hoofdzaak hetzelfde als Stein.

Bij gelegenheid dier onderzoekingen ontdekte ik evenwel, dat bij Vorticella ook echte knopvorming in

---

1) l. c. blz. 137.

2) Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Vorticellen. Archiv für Naturgesch. herausgeg. von Troschel. 37 Jahrg. 1871. blz. 210.

den ouderen zin voorkomt. Ik nam haar het eerst 1) nauwkeurig in begin van Mei l.l. bij Vorticella microstoma waar, die zich in grooten getale aan de oppervlakte van water, uit den singel nabij het physiologisch laboratorium, ontwikkeld had 2). Zij trad epidemisch op. Op de hoogte der epidemie, die meer dan een week duurde, was soms een derde van alle in een droppel bevatte individus met echte knoppen voorzien. Zoo was het mij mogelijk, het proces verscheidene malen van het eerste begin af door alle stadia te volgen. De voch-

---

1) Bij het doorzoeken van mijne oude mikroskopische dagboeken vind ik reeds onder 13 Mei 1859 beschrijvingen en afbeeldingen, die alleen op echte knopvorming kunnen geduid worden. Het verschijnsel trad toen epidemisch op bij Vorticella microstoma, die zich in water, uit een vijver bij Leipzig afkomstig, ontwikkeld had. Ik heb toen dikwijls een eigenaardig feit geconstateerd, dat voor en na dien tijd, zoover ik weet, niet waargenomen is en vermelding verdient. Het bestond daarin, dat gelijktijdig met of kort nadat de knop begonnen was een achtersten trilhaarkrans te ontwikkelen, hetzelfde ook bij het moederdier plaats greep, en dat nu niet de knop maar het moederdier zich losscheurde, terwijl de knop op de steel zich fixeerde. Hoe innig het verband met de steel werd, bleek daaruit, dat dikwijls de knop op de steel zittende door den droppel heenzwom, en nog meer daaruit, dat hij in staat was de steel tot contractie te brengen. De grootte der knoppen was hoogstens de helft (lineair) van die der moederdieren. Op de rol van den nucleus gedurende de knopvorming heb ik toen niet gelet. — De epidemie hield eenige weken aan. Gelijktijdig kwam er gewone verdeeling voor; later enkysteerden zich vele individus.

2) Het water was 5 dagen vóór begin van het onderzoek geschept. Het bevatte behalve Vort. microstoma vooral Stytonychia pustulata en Gonium pectorale. De Vorticellen zaten voornamelijk aan de ondervlakte van dunne met kristallen van carbonas calcis doorzette vliesjes, die zich aan de oppervlakte van het water hadden gevormd.

tige kamer deed hierbij, zooals bij alle verder mede te deelen ontogenetische onderzoekingen, zeer goede diensten 1).

Het verloop der knopvorming is op Plaat V Fig. 16—20 in de hoofdzaak teruggegeven, volgens waarnemingen op één en hetzelfde individu. Het eerste stadium, (Fig. 16) te 3u30′ geteekend, had zich tot het tweede (Fig. 17) ontwikkeld te 3u40′, tot het derde (Fig. 18 te 3u52′), het vierde (Fig. 19) te 4u; het vijfde (Fig. 20) werd te 4u8′ geteekend. Te 4u15′ verliet de knop het moederdier. In andere gevallen was het verloop, ook wat den duur aangaat, nagenoeg hetzelfde. In 30—45 minuten placht alles afgeloopen te zijn.

Men ziet uit de afbeeldingen, dat de knop niet, zooals men vroeger, misleid door de knopvormige conjugatie-toestanden, meende, als een kleine, allengs in omvang toenemende uitwas zich op de plaats, waar later knop en moederdier samenhangen, vormt. Het proces begint veeleer met eene naar het schijnt gelijkmatige verdikking van de eene overlangsche helft of beter een overlangsch derde of vierde gedeelte van het moederdier. Daarna ontstaat een

---

1) Ik bezig tegenwoordig een vereenvoudigd en verbeterd model der vroeger (Onderz. etc. Tweede R. D. I. 1867. blz. 140. Pl. VIII) door mij beschreven gaskamer. Doordien de contactvlakte tusschen deksel en wanden der kamer aanzienlijk vergroot is, behoeft men nu niet meer, wanneer het niet op volkomen hermetische afsluiting aankomt, de randen van den deksel met vet te besmeren, hetgeen bij lang durende proeven wegens de ontwikkeling van vluchtige vetzuren allicht nadeelig werkt. Twee groote droppels water op den bodem der kamer houden deze, zelfs wanneer de gasbuisjes open staan, gedurende 2 tot 3 dagen volkomen met waterdamp verzadigd. Met inrichting voor doorvoer van gassen, electrische prikkeling en galvanische verwarming wordt het instrumentje door den amanuensis van het physiologisch laboratorium D. Kagenaar, voor 6 gulden holl Cr. geleverd.

weinig achter de peristoomrand eene zwakke longitudinale insnoering, die zich aan beide zijden der verdikking in meridionale richting naar achter voortzet, dieper en dieper wordt en zoodoende het verdikte gedeelte in den vorm van een langwerpigen knop van het moederdier afzet. Slechts van onderen, onmiddellijk naast de steel, blijft de knop nog met het moederdier samenhangen.

Kort na het eerste zichtbaar worden der overlangsche insnoering ziet men nabij de punt van den knop binnen deze allengs een spleetvormige ruimte zich ontwikkelen, waarin spoedig reeds zacht golvende beweging, als van trilharen, wordt waargenomen: aanleg van trilorgaan en vestibulum. Spoedig ook ontwikkelt zich een weinig dieper de contractile vacuole.

Het moederdier gedraagt zich bij de knopvorming overigens als bij de gewone overlangsche verdeeling. Het blijft aanvankelijk gecontraheerd en begint zijn trilorgaan eerst weder te ontvouwen, wanneer de knop reeds geheel ontwikkeld is en gereed staat weg te zwemmen. Ook schijnen evenals bij de verdeeling een nieuw adoraal trilhaarstelsel en een nieuwe contractile vacuole zich er in te ontwikkelen.

Het morphologisch belangrijke feit is, dat de kern van den knop door afsnoering van de moederlijke kern ontstaat. Daar de meeste exemplaren zeer arm aan voedselballen en dientengevolge zeer doorschijnend waren, kon men reeds in de levende dieren, hoewel met eenige moeite, de kern en hare veranderingen waarnemen. Behandeling met azijnzuur deed haar dan veel duidelijker uitkomen. Men ziet nu (Fig. 18) hoe het eene uiteinde van de kern van het moederdier, die overigens in niets van de gewone kernen afwijkt, zich tot midden in den beginnenden knop uitstrekt en reeds terwijl de knop nog vrij breed met

het oude dier samenhangt, zich afsnoert. Het afgesnoerde uiteinde ligt dan als een ovale of nagenoeg bolvormige kern in het centrum van den knop, terwijl de hoofdmassa van de kern in het lichaam van het moederdier terugwijkt (Fig. 19), waar zij zich verder op de normale wijze verhoudt.

Hiermede is dus de oudere, o. a. door Claparède en Lachmann en Stein verdeedigde meening wederlegd, dat bij de knopvorming der Vorticellen de kern der knop onafhankelijk van de kern van het moederdier, door nieuwvorming zoude ontstaan 1). De knopvorming van Vorticella microstoma — en hetzelfde geldt zeker van alle soorten van dit geslacht 2) — wijkt dus in

---

1) Het valt niet moeilijk, te verklaren, hoe men tot deze meening gekomen is: in de meeste gevallen had men buiten twijfel met knopvormige conjugatie te doen (zeker bij alle stokvormde Vorticellinen, bij welke echte knopvorming niet voor te komen schijnt, meestal zeker ook bij Vorticella); in de weinige gevallen, waar misschien echte knopvorming waargenomen werd, heeft men de eerste stadia blijkbaar niet nauwkeurig genoeg onderzocht. Dit geldt hoogst waarschijnlijk ook voor Spirochona, die Stein tegenwoordig voor den eenigen vorm houdt, bij welken echte knopvorming (in den ouderen zin, met nieuwvorming der kern van den knop) voorkomt. Afgezien van de mogelijkheid dat vele der waargenomen knoppen van Spirochona slechts mikrogonidien in conjugatie waren, bewijzen de opgaven van Stein in deze kwestie niets, want ze zijn, juist wat de eerste stadia betreft, zeer aphoristisch (Die Infusionsthiere auf ihre Entwickelung untersucht, blz. 209). Ook de afbeeldingen (zelfs Fig. 2. c. op Pl. V. l. c.) toonen slechts betrekkelijk ver gevorderde ontwikkelingsphasen. Aangezien bij Vorticella de afsnoering van de kern in een zeer vroeg stadium plaats heeft, mag men wel hetzelfde bij Spirochona verwachten.

2) Bij Vort. convallaria heb ik het proces onlangs eens waargenomen. Het verliep op volkomen dezelfde wijze als bij V.

wezen niet af van alle andere bekende vormen van geslachtelooze vermeerdering der infusoria. Want hoe uiteenloopend ook in de uitwendige verschijning, komen dezen allen daarin overeen, dat het protoplasma der nieuwe individua door splitsing van het ouderlijk protoplasma, de kern der nieuwe individua door splitsing van de kern van het ouderlijk individu ontstaat 1). De geslachtelooze vermeerdering der infusoria heeft dus algemeen volgens hetzelfde beginsel plaats als de gewone celverdeeling. Ik ben het dus hierin eens met R. Hertwig 2), wiens verdienste

microstoma. Misschien zijn ook enkele der door Stein waargenomen en als syzygien opgevatte vormen van Vorticella campanula gevallen van echte knopvorming geweest (Organismus etc. II. blz. 113—114).

1) De verschillende vormen van niet geslachtelijke voortplanting, die door dit beginsel worden beheerscht, kunnen op volgende wijze gerangschikt worden.

A. Gewone verdeeling: *a.* richting onbepaald (Sphaerophrya); *b.* overlangs (Vorticella, Ophrydium e. a.); *c.* schuinsch (Lagenophrys); *d.* dwars (de meeste andere Infusoria).

B. Uitwendige knopvorming (Vorticella, Spirochona Podophrya fixa, gemmipara, Acineta mystacina).

C. Inwendige knopvorming (ontwikkeling der zoogen. „embrya" van Vorticellinen en Stentor Roeselii uit „embryonaalbollen"; ontwikkeling der „zwermsporen" der meeste Acinetina, b. v. Podophrya cyclopum, quadripartita cothurnata, Acineta cucullus).

Tusschen A, B en C komen bij dezelfde soort overgangen voor. Sphaerophrya o. a. splitst zich in twee individus, die even groot, nagenoeg gelijk of zeer verschillend in grootte zijn kunnen (overgang tusschen A en B). — Over tusschenvormen tusschen B en C, zie R. Hertwig, l. i. c., blz. 71 (Podophrya gemmipara, „embrya" van Stentor Roeselii).

2) Ueber Podophrya gemmipara nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten. Morpholog. Jahrbuch. herausg v. C. Gegenbaur. I. 1875. blz. 63 vlg.

het is, het eerst, gesteund op eigen waarnemingen en kritiek der voorhanden opgaven van anderen, op de overeenkomst der verschillende vormen van geslachtelooze voortplanting van infusoria, zoowel onderling als met de celverdeeling, oplettend gemaakt en de morphologische beteekenis van het laatste feit nader toegelicht te hebben 1). Ik vereenig mij gaarne met de door hem ontwikkelde theoretische beschouwingen.

Een bijzonder en zeer interessant bewijs voor de identiteit in wezen van knopvorming en verdeeling in morphologisch en physiologisch opzicht, leveren de verdere lotgevallen der knoppen van Vorticella, tot wier beschrijving ik nu overga.

3.) Verdere lotgevallen der knoppen van Vorticella microstoma: knopvormige conjugatie.

Tusschen de Vorticellen, die het materiaal tot de zooeven medegedeelde waarnemingen geleverd hadden, kwamen talrijke individus voor, die blijkbaar in knopvormige conjugatie verkeerden. Het vermoeden lag voor de hand, dat de kleine individua dezer syzygien niets anders waren als echte knoppen, die zich op eene ander Vorticel hadden gefixeerd. Om dit vermoeden te toetsen, trachtte ik knoppen van het oogenblik af, dat ze het moederdier verlieten, aanhoudend te volgen. Te dien einde bezigde ik een vrij zwakke vergrooting met zeer groot gezichtsveld (Hartnack, Obj. 4, Ocul. 3. ingeschoven buis) en maakte den droppel klein en plat, ten einde hem in alle richtingen snel en gemakkelijk te kunnen onderzoeken. De taak

1) Men vergelijke overigens ook Haeckel, zur Morphologie d. Infusorien. Jen. Zeitschr. VII. 1873.

werd zeer vergemakkelijkt, doordat er nagenoeg geen andere organismen in de droppel waren dan Vort. microstoma, en ook van deze waren slechts een matig groot aantal exemplaren (ca. 50—100 in elken druppel) voorhanden, die elk voor zich of in kleine groepjes van slechts 2, hoogstens 6, individus bijeen zaten.

Het gelukte mij nu, althans in 4 proeven — de anderen mislukten, vooral doordat ik den knop niet altijd snel genoeg volgen kon — het gelukte mij, den knop van het moederdier zich te zien afsnoeren, losscheuren en dan te volgen, totdat hij zich met een ander individu geconjugeerd had. De knoppen zwierven aanvankelijk, in vorm op de gewone zwermende Vorticellen gelijkend, het aborale einde vooruit, met vrij constante snelheid (ca. 0.6—1 mm. in de secunde), daarbij bestendig om hunne lengteas roteerende en meestal een tamelijk rechten weg volgende, door den droppel rond. Dit duurde soms 5, 10 minuten of nog langer, zonder dat er iets bijzonders gebeurde. Nu echter trad een merkwaardig verschijnsel op. Toevallig in de nabijheid van een of andere op haar steel vastzittende Vorticel komende, veranderde de knop, soms met een plotselingen schok, van richting, en naderde, dansende, als een vlinder, die om een bloem speelt, de Vorticella, glibde tastende op haar heen en weder en zette zich eindelijk, na dit spel minuten lang, hetzij bij hetzelfde dier, hetzij achtereenvolgens bij verschillende Vorticellen herhaald te hebben 1), op een er van meestal

1) Een in psycho-physiologisch opzicht nog merkwaardiger schouwspel nam ik een andere keer waar. Een vrij zwermende knop kruisde de baan van een met groote snelheid door den droppel zwervende groote vorticel, die op de gewone wijze haar steel verlaten had. Op het oogenblik van ontmoeting — aanraking had er intusschen volstrekt niet plaats — veranderde de

zeer nabij de steel vast. Spoedig begon hij er mede aan de basis in een te smelten en het conjugatieproces verliep nu verder, zooals dit door Stein en Greeff voor de knopvormige conjugatie is beschreven. Na verloop van een uur of eenige uren was de knop geheel of bijna geheel opgenomen, de copulatie dus geëindigd. De nucleus van den knop, evenals die van het groote exemplaar, hadden zich daarbij, zonder eerst met elkander in onmiddellijk contact geweest te zijn, in een aantal kleine kernachtige blaasjes gesplitst.

In enkele gevallen hadden zich twee knoppen achtereenvolgens op hetzelfde individu vastgezet en smolten er mede samen.

Uit bovenstaande feiten volgt, dat de knoppen van Vorticella microstoma physiologisch en morphologisch homoloog zijn aan de „mikrogonidien" of „Kleinsprösslinge" der stokvormende Vorticellinen (Carchesium, Zoothamnium, Epistylis, Opercularia). Het eenig verschil tusschen beiden is, dat laatstgenoemde door snel herhaalde verdeeling, de eerste door knopvorming ontstaan. Misschien staat dit verschil in verband met de omstandigheid, dat deze soorten stokken vormen, gene niet. Ontwikkeling van mikrogonidien door verdeeling is bij Vorti-

---

knop van richting en begon nu met groote snelheid de Vorticel te volgen; er ontwikkelde zich een ware jacht, die omstreeks 5 seconden duurde. Gedurende dien tijd hield zich de knop op slechts ongeveer $^1/_{15}$ mm. afstand achter de Vorticel. Toen veranderde deze plotseling van richting, waarbij de knop haar verloor en nu met spoedig tot de aanvankelijke grootte terugkeerende snelheid haar eigen weg voortzette. Dit feit is merkwaardig omdat het op fijne en snelle perceptie, snelle en juiste wilsbepaling en motorische innervatie wijst.

cella tot dusverre nog niet waargenomen 1), evenmin echte knopvorming bij de stokvormende geslachten.

In physiologisch opzicht dient er uitdrukkelijk op gewezen te worden, dat aan de vorming van mikrogonidien, hetzij door verdeeling, hetzij door knopvorming, geen specifieke beteekenis voor de conjugatie mag toegekend worden, waartoe men a priori alleszins zoude kunnen geneigd zijn. Aan den eenen kant schijnen zich niet alle mikrogonidien te conjugeeren: in droppels, die vele knoppen vormende Vorticellen bevatten, werd althans na eenige uren een grooter aantal van zeer kleine vastzittende Vorticellen gevonden die een steel ontwikkelden; aan den anderen kant heeft conjugatie ook zonder voorafgaande ontwikkeling van mikrogonidien plaats, en wel wijkt zij, wat haar verloop en hare gevolgen aangaat, volgens de tot nu toe bekende feiten, niet van de knopvormige conjugatie af. Zoo zag Stein 2) groote, nog op de stelen zittende exemplaren van Vort. microstoma met elkander geconjugeerd en daarbij de kernen, althans in één geval, evenals na knopvormige conjugatie, in kleine bolletjes uiteen gevallen. Syzygien van gelijk groote individus vonden reeds Claparède en Lachmann bij Vortic. microstoma (Études etc. II. blz. 229 vlg. Pl. XII Fig. 1—7), Carchesium polypinum (ib. blz. 232 Pl. VII Fig. 8—9), Epistylis brevipes (ib. blz. 232 Pl. VIII Fig. 24—25). Stein 3) beschrijft verder conjugatie van groote, vrij zwervende individua van Vort. campanula, soms gevolgd door splitsing van de nuclei in kleine fragmenten. —

1) Zie ook Stein, l. c. II. blz. 117.
2) ibid. blz. 110.
3) ibid. II. blz. 114.

Eene vaste verhouding tusschen de dimensies der zich copuleerende individua bestaat nergens: ze kunnen zeer verschillend, maar ook gelijk van grootte zijn. Noch grootte, absolute zoowel als relative, noch leeftijd, levenswijze of wijze van ontwikkeling der zich conjugeerende individua schijnen dus van eenig essentiëele beteekenis voor de conjugatie te zijn 1).

Niemand kan ontkennen, dat dit feit weinig ten gunste der heerschende leer spreekt, dat de conjugatie eene geslachtelijke voortplanting voorbereidt — hetzij door eieren (Balbiani), hetzij door in het moederdier uit „embryonaalbollen" zich ontwikkelende „embrya" (Stein). Is hier intusschen nog twijfel geboden, de feiten en beschouwingen, tot wier mededeeling ik nu overga, toonen, naar mij voorkomt op afdoende wijze, het onhoudbare dezer leer aan.

4.) Over de zoogenoemde embrya der infusorien.

In verscheidene soorten van infusoria komen, naar men weet, meestal epidemisch, soms sporadisch, een of meer bolvormige elementen voor, bestaande uit een helder, homogeen protoplasma, waarin een centrale sphaerische kern en een, zelden meer peripherische contractile vacuolen. Ze produceeren door verdeeling, uitwendige, of inwendige knopvorming 2) jonge, aanvankelijk altijd in bouw met hen overeenkomende individua, die zich óf op dezelfde wijze verder vermeerderen, óf, na aan de oppervlakte trilharen, soms ook zuigvoetjes als van Acinetinen ontwik-

1) Vergel. ook Stein, l. c. II. blz. 49.

2) Zie boven, blz 111. Aanmerking.

keld te hebben, rechtstreeks door een opening in den wand van het dier, waarin ze zich bevinden, naar buiten treden en wegzwemmen.

Deze organismen, wier vorm en bouw steeds geheel anders zijn, als die der dieren, waarin ze zich ontwikkelen, zijn volgens Stein embrya der laatste; de bollen, waarvan ze zich afsnoeren, noemt dezelfde autor embryonaalbollen (Embryonalkugeln). Hunne ontwikkeling is volgens Stein het gevolg eener voorafgegane conjugatie: de kernen der geconjugeerde individua leveren de „embryonaalbollen" hetzij door rechtstreeksche splitsing (Paramaecium, Vorticella), hetzij na vooraf een eigenaardig tusschenstadium (placenta, Stein) aangenomen te hebben (Euplotes, Oxytrichinen, stokvormende Vorticellinen, Trichodina). Balbiani houdt de „embryonaalbollen," althans degenen die „acinetenachtige embrya" produceeren, voor parasitische Acinetinen van het geslacht Sphaerophrya Clap. et Lachm.

Men kan voorloopig de vraag naar den speciëelen vorm van ontwikkeling der „embryonaalbollen" buiten aanmerking laten en geheel in 't algemeen aldus vragen: zijn de „embryonaalbollen" ontwikkelingsproducten of parasiten der soort, waarin ze voorkomen? De meening, dat het eerste aan de waarheid beantwoordt, willen we kortaf „embryonaal-hypothese", de andere „parasiten-hypothese" noemen, zonder daarbij vooreerst de hypothesen van Stein en Balbiani speciëel op het oog te hebben.

Wij beginnen met de embryonaal-hypothese te toetsen. Het direct bewijs voor hare juistheid — waardoor zij zoude ophouden hypothese te zijn — zoude daarin bestaan, dat men de ontwikkeling van een „embryonaalbol" uit de lichaamszelfstandigheid (hetzij uit de kern, hetzij uit

het protoplasma, hetzij uit beide) van het dier, waarin ze gevonden wordt, op één en hetzelfde individu van het begin af volgde. Niettegenstaande talrijke pogingen is dit nog in geen enkel geval gelukt: zeker behoort een dergelijk onderzoek ook tot de zeer moeielijke. De bewijzen voor de embryonaal-hypothese zijn dus op het oogenblik allen van indirecten aard.

Als zoodanige heeft men in de eerste plaats de anatomische veranderingen beschouwd, die aan den nucleus van „embryonaalbollen" houdende dieren waargenomen zijn. Men legt hierbij stilzwijgend de door talrijke feiten gestaafde onderstelling ten gronde, dat de nucleus bij alle voortplantingsverschijnselen der infusoria een hoofdrol speelt. Inderdaad nu spreken de in eenige gevallen waargenomen veranderingen van den nucleus zeer ten gunste der embryonaaltheorie. De meest opmerkelijke — een schijnbaar volkomen reeks van overgangsvormen tusschen de gewone kernen en rijpe embrya — heb ik zelve vroeger bij Stylonychia mytilus gedurende eene „embryonaal-epidemie" waargenomen en gedeeltelijk beschreven en afgebeeld 1). Stein beroept zich herhaaldelijk 2) op deze waarnemingen als op een der voornaamste bewijzen voor den oorsprong der „embrya" uit de kern. Ook ik heb deze overtuiging langen tijd gedeeld en moet bekennen, dat ik slechts met moeite er van teruggekomen ben: altijd stuitte ik op het bezwaar, een eenigszins voldoende andere verklaring der beschreven kern-metamorphosen van Stylonychia te vinden. Dit bezwaar is voor mij eerst in den laatsten tijd ver-

1) Zur Naturgeschichte der Infusionsthiere. Zeitschr. f. wiss. Zoöl. Bd. XI. 1862. blz. 362—363. Pl. XXIX. Fig. 8—12.

2) Organismus etc. II. blz. 86, 121, 122.

vallen tengevolge van waarnemingen, die ik zoo aanstonds zal mededeelen.

Ondertusschen was het gewicht der bij Styl. mytilus gevonden feiten reeds zeer verzwakt geworden, doordat het meer en meer bleek, dat in verreweg de meeste gevallen de kernen der „embryonaalbollen" — houdende infusoria geheel normaal zijn.

Men mag dit tegenwoordig met zekerheid niet alleen voor St. mytilus, maar voor alle soorten beweren, bij welke embryonaalbollen zijn waargenomen. Ik heb in de aanmerking 1) de zeer talrijke in de literatuur be-

1) Aanmerking.

Diersoort.	Waarnemer.	Opmerkingen.
Stylonychia mytilus	Stein	Organism. etc. Erste Abth. 156, Taf. VII. Fig. 7—12. VIII. Fig. 1. 5. 7—10.
„	Balbiani	Recherches sur les phénom. sex. etc. Pl. VIII. Fig. 18.
„	Engelmann	Epidemisch in 1859. — Sporadisch in 1861.
Pleurotricha lanceolata	Stein	l. c. Erste Abth. blz. 170. Pl. X. Fig. 3.
Uroleptus agilis	Engelmann	Eenige gevallen in 1861.
Urostyla grandis	Stein	De kern was, zooals gewoonlijk, niet waarneembaar. l. c. Erste Abth. blz. 199. Taf. XIII. Fig. 5. Taf. XIV. Fig. 1—6.
Stentor Roeselii	Stein	l. c. Zweite Abth. blz. 253—255. Taf. VIII. Fig. 3, 4.
„	Claparède en Lachmann	Études etc. II. blz. 186.
Bursaria truncatella	Stein	l. c. Erste Abth. blz. 100. — Zweite Abth. blz. 306. Taf. XII. Fig. 2, 4. Bevatte slechts rijpe „embrya."

schreven, en eenige nog niet gepubliceerde door mij zelven waargenomen gevallen bijeengebracht, in welke de kernen volkomen normaal gevonden werden. Gewijzigde kernen zijn daarentegen behalve in het reeds vermeld geval slechts waargenomen door Stein bij de exemplaren van Stylonychia mytilus (Organismus etc. Erste Abth. blz. 160. Taf. VIII. Figg. 3, 4, 6, 11.), uit ver-

---

Diersoort.	Waarnemer.	Opmerkingen.
Paramaecium bursaria	Stein	Die Infusionsthiere etc. blz. 244. Taf. IV. Fig. 9. — Organismus etc. Erste Abth. blz. 99.
Paramaecium aurelia	Balbiani	Recherches etc. Pl. IX. Fig. 23—24.
„	Stein	l. c. Erste Abth. bl. 99.
Vorticella microstoma	Stein	l. c. Zweite Abth. blz. 117.
„	Engelmann	Eenige exemplaren in Mei 1860. Vele in April 1874 en 1875.
Vorticella nebulifera	Stein	l. c. Zweite Abth. bl. 100 en 129.
Vorticella campanula	Stein	ibid. blz. 114 en 115.
Vort. convallaria	Engelmann	Juni en Sept. 1860.
Zoothamnium arbuscula	Stein	ibid. blz. 133.
Carchesium polypinum	Engelmann	Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. blz. 372. Vele exemplaren in Mei en Oktober 1860.
Carchesium aselli	Engelmann	Enkele gevallen, April 1860.
Epistylis plicatilis	Engelmann	Een exemplaar, Juni 1860.
Epistylis Daphniarum	Stein	l. c. Zweite Abth. blz. 136.
Trichodina pediculus	Stein	l. c. Zweite Abth. blz. 100.

scheidene individus van Paramaecium aurelia (ibid. Zweite Abth. blz. 91) gedurende eene „embryonaalepidemie” bij Vorticella microstoma „häufig” (ibid. blz. 117), bij eenige weinige exemplaren van Zoothamnium arbuscula (ibid. blz. 133), door Claparède en Lachmann in eene enkele reeks van waarnemingen op Epistylis plicatilis (Études sur les Infus. etc. blz. 172), door mijzelven in 1859 bij vier exemplaren van Epistylis crassicollis (Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. X. blz. 278), in 1861 bij verschillende individua van Carchesium aselli (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. blz. 373—374) en in 1860 bij verscheidene exemplaren van Vorticella convallaria (ibid. blz. 375).

Dit resultaat der statistiek heeft daarom eene bijzonder hooge waarde, omdat niet alleen het relatief, maar ook het absoluut cijfer der individua zonder kernwijzigingen zeer groot is, en buitendien de waarneming zich in de meeste gevallen over de meest verschillende stadia van „embryonaalontwikkeling” uitstrekte.

Nader dient in het laatste opzicht vooral het feit gereleveerd te worden, dat in de zeer talrijke gevallen, waarin slechts één „embryonaalbol” voorhanden was, dus in toestanden, die met grootere waarschijnlijkheid voor zeer vroege dan voor zeer ver gevorderde moeten gehouden worden, de kernen steeds normaal gevonden werden. Althans is mij geen geval van tegenovergestelden aard bekend.

Men lette verder op de soort der veranderingen van de kernen! Dadelijk valt hier een groote onregelmatigheid en verscheidenheid in het oog: de beschreven afwijkingen zijn zelfs bij een en dezelfde species in een en dezelfde epidemie ten deele uiterst uiteenloopend, en wel van dien aard, dat ze niet tot ééne ontwikkelingsreeks kunnen gegroepeerd worden. Dan eens vertoont de kern

onregelmatige insnoeringen, dan eens plaatselijke verdikkingen of opzwellingen; in enkele gevallen slechts een weinig van plaats en vorm; maar niet in structuur veranderd, bevatte hij in anderen kleine of grootere kern- of nucleolusachtige elementen 1) enz. Men vergelijke hiermede de uiterste regelmatigheid en constantie der veranderingen, die de kern bij verdeeling, in- en uitwendige knopvorming en conjugatie vertoont, en men zal de gedachte, dat de „embryonaalvorming" een normaal van de kern uitgaand ontwikkelingsverschijnsel zoude zijn, hoogst onwaarschijnlijk vinden.

Toont de kern slechts in zeldzame gevallen wijzigingen, aan de overige lichaamsdeelen der infusoria met „embryonaalbollen" zijn nooit verschijnselen waargenomen, die op eene ontwikkeling der laatste in loco zouden kunnen wijzen.

De tot dusverre door ons bijeengebrachte bewijzen tegen de embryonaalhypothese zijn meerendeels van negatieven aard; vrij positieve bewijzen levert daarentegen de vergelijkende anatomie der „embryonaalbollen" en „embrya." Ik heb hier natuurlijk niet het feit op het oog, dat dezen in bouw van het moederdier totaal verschillen, maar alleen den aard van dit verschil, en wel in 't bijzonder de omstandigheid, dat de „embrya" (die der Vorticellinen uitgezonderd) door het bezit van zuigvoetjes van de „ouders" (die tot de type der Ciliata behooren) afwijken, dus een acineta-achtigen bouw bezitten. Men mag hiertegen niet aanvoeren, dat omgekeerd de ontwijfelbare jongen der echte Acineten trilharen bezitten, dus morphologisch tot de Ciliata zouden behooren. De morphologische waarde der cilia is

1) Het laatste feit mag nauwelijks tot de abnormiteiten geteld worden: zie onderen blz. 155.

in een vraag als de onderhevige klaarblijkelijk veel geringer dan die der zuigarmen: want cilia komen zeer algemeen, niet alleen bij dieren, maar veelal zelfs in het plantenrijk voor, zijn dus niet karakteristiek voor een bepaalde type of stam van organismen; zuigvoeten daarentegen, zooals die der „embrya'' van Stylonychia, Urostyla, Paramaecium, Stentor etc. worden alleen bij de kleine klasse der Acinetina (Suctoria) gevonden. 1) Het verschijnen nu van organen van geheel beperkt voorkomen gedurende de ontwikkeling van een tot een ander type behoorend organisme is veel onwaarschijnlijker, dan het optreden van elementen, die als de cilia voor geen enkel type karakteristiek zijn. Met deze algemeene wet, die phylogenetisch van de grootste beteekenis is, is de „embryonaal-hypothese'' in strijd. 2)

Al die bezwaren zouden nu nog kunnen ter zij geschoven worden, indien het gelukte, de verdere ontwikkeling van een „embryo'' waar te nemen tot een soortgelijken vorm

---

1) Vergel. Claparède et Lachmann, l. c. I. blz. 39. en vooral Rich. Hertwig, l. c. p. 56—58.

2) Om dezelfde redenen mag de merkwaardige Actinobolus van Stein (Organismus etc. II. blz. 169. Aanm.) niet, zooals Stein doet, onder de Ciliata gerangschikt worden.—Bezit hij inderdaad behalve zuigvoeten ook mond en anus en is hij niet slechts een ontwikkelingstoestand van een echte Acinetine, dan zal men hem een zelfstandige plaats tusschen de Acinetina en Ciliata dienen toe te kennen. Zie ook R. Hertwig, l. c., blz. 78, met wiens beschouwingen omtrent de phylogenese van Ciliata en Acinetina ik slechts in zooverre niet overeenstem, als ik de ontwikkeling van beiden uit een gemeenschappelijk, slechts met trilharen voorziene grondvorm voor veel waarschijnlijker houde, dan de afstamming van een grondvorm, die behalve trilharen ook zuigvoeten bezat.

als die van het dier, waarin het zich uit een „embryonaalbol" ontwikkelde. Veel zoude reeds gewonnen zijn, zoo men slechts een ontwikkeling in de richting naar dezen vorm kon aantoonen. Intusschen hier vereenigt zich juist alles, om de „embryonaal-hypothese" ten val te brengen.

De „acinetenachtige embrya" gaan, — dit is dikwijls genoeg, ook door Stein 1) waargenomen, — na het „moederdier" verlaten te hebben, door hunne trilharen te verliezen in een echte, naakte Acinetine (Sphaerophrya) over, die nu, op dezelfde wijze als eerst de „embryonaalbollen," door verdeeling of knopvorming, jonge, met trilharen en tentakels voorziene „embrya" begint te produceeren. Deze verhouden zich dan verder evenzoo als de eerste generatie van „embrya."

Hier zoude als noodvlucht slechts de onderstelling open blijven, dat de „embrya" eerst na een grooter aantal generaties weder tot den ciliatenvorm van het „moederdier" zouden terugkeeren. Tegen een dergelijke onderstelling 2) spreekt echter, dat nog niemand tot dusverre eenigen vorm van infusoria ontmoet heeft, die als overgangsstadium uit den „embryonalen" (hier acinetenachtigen) toestand in dien van het ontwikkelde ciliaat zoude mogen opgevat worden. Met het oog op het feit, dat sedert meer dan dertig jaren tal van voortreffelijke waarnemers op mikroskopisch gebied de infusorien-wereld bijna onophoudelijk in alle mogelijke richtingen, op alle mogelijke plaatsen, onder alle mogelijke voorwaarden hebben bestudeerd en nog

1) Organismus etc. I. blz. 52, 103—104, 161, 203—204. II. blz. 138.

2) In 't algemeen tegen het bestaan van voortplanting door van het moederdier in bouw fundamenteel verschillende „embrya." Zie ook later blz. 144 vlg.

bestudeeren, is het hoogst onwaarschijnlijk, dat men dergelijke overgangsvormen niet zoude gevonden hebben, indien ze werkelijk bestonden. Hetgeen men van zoogenoemde jonge ontwikkelingstoestanden vindt 1), onderscheidt zich bijna uitsluitend door geringere grootte van de volwassene exemplaren derzelfde soort; het ontstaan er van kan voldoende uit dikwerf herhaalde verdeeling, uit knopvorming, uit ongunstige voedingsvoorwaarden en dergelijke momenten verklaard worden, zonder dat het noodig is, eene ontwikkeling uit van het moederdier in bouw totaal verschillende „embrya" aan te nemen."

Maar er is meer. Er zijn, naar men weet, positieve waarnemingen bekend, die, door de parasitische natuur der zoogenoemde „embrya" rechtstreeks te bewijzen, de embryonaalhypothese definitief schijnen te wederleggen. Balbiani 2) vermeldt reeds, dat hij exemplaren van Sphaerophrya in Stylonychia mytilus, Urostyla grandis en Paramaecium van buiten zag indringen, binnen tot „embryonaalbollen" worden en op de bekende wijze

1) Zie o. a. Stein, l. c. II. blz. 257. Pl. VIII. Fig. 10. A. B.— De opgaven van Everts omtrent de ontwikkeling van Vorticella nebulifera uit kernfragmenten van geënkysteerde vorticellen wijken zoo zeer af van al hetgeen omtrent ontwikkeling van infusoria en cellen in 't algemeen vast staat, berusten ook op zoo moeilijke waarnemingen, dat ze, zoo lang ze niet nader bevestigd zijn, bij theoretische beschouwingen niet in aanmerking mogen komen. Zie Everts, (Untersuchungen an Vorticella nebulifera. Zeitschr. f. wiss. Zoöl. XXIII. 1873. blz. 604—608. Pl. XXX. Fig. 21—39). Zouden de kernfragmenten niet misschien „embryonaalbollen" geweest en later een „trichodinavormige embryo" met een knop van een vorticel verwisseld zijn? Vergel. Stein, l. c. II. blz. 48.

2) Comptes rendus etc. 1860. Tome 51. blz. 319—322.

jongen produceeren. Elias Mecznikow 1) heeft later een „acineetachtig embryo" van Paramaecium aurelia, wiens ontwikkeling uit een „embryonaalbol" hij had gevolgd, zich in een ander individu van Paramaecium zien invreten. Stein, die de laatste waarneming niet schijnt gekend te hebben en Balbiani's opgaven, trouwens niet geheel zonder grond, schijnt te wantrouwen, meent, dat, al wilde men ook voor de „acinetenachtige embrya" de parasitenhypothese laten gelden, hetgeen hij om vele redenen niet voor geoorloofd acht, dan toch voor de vorticellinen de embryonaal-theorie zoude moeten gehandhaafd worden. Want, zoo zegt hij 2), de embrya der Vorticellinen hebben geen zuigvoeten als de acinetenachtige embrya der andere klassen, „von einem Einbohren solcher Organismen durch die feste Cuticula der Vorticellinen kann mithin gar nicht die Rede sein."

Nu is echter volstrekt niet bewezen, ja niet eens waarschijnlijk, dat het juist de zuigvoetjes zijn, door middel van welke de acinetenachtige embrya zich inboren. Een doorboren van de cuticula heeft immers ook bij de knopvormige conjugatie der Vorticellinen, ja waarschijnlijk bij elke conjugatie plaats. Men herinnere zich buitendien, om slechts eenige voorbeelden te noemen, aan de conjugatie van Noctiluca miliaris 3), waarbij een cuticula geresorbeerd of opgelost wordt, die zeer veel dikker en steviger is dan die der Vorticellinen, verder aan de tallooze gevallen, waarin plantencellen in vaste massas, zelfs in steenen zich inbooren. Volgt hieruit,

1) Ueber die Gattung Sphaerophrya. Archiv f. Anatomie Physiol. etc. 1864. blz. 258—261.

2) l. c. II. blz. 55.

3) Cienkowsky, Ueber Noctiluca miliaris Sur. Archiv f. mikr. Anat. 9ter Bd. 1873. blz. 56. Taf. V. Fig. 47.

dat men geen recht heeft, aan de mogelijkheid van een dergelijk inboren ook bij de „embrya'' der Vorticellinen te twijfelen, ik ben tegenwoordig in staat het bewijs voor het werkelijk voorkomen van zoodanig proces te leveren.

Toen ik onlangs in het singelwater bij het physiologisch laboratorium een vrij uitgebreide „embryonaal-epidemie" bij Vorticella microstoma ontmoette, trachtte ik van die gelegenheid gebruik te maken, om de verdere ontwikkeling der „embrya'' na het uitkomen uit de Vorticel te leeren kennen. Men weet tot nu toe niets hoegenaamd omtrent de lotgevallen der „embrya" van eenig Vorticelline 1). Meestal zwemmen ze onmiddellijk na de „geboorte'' met zoo groote snelheid weg, dat men ze spoedig uit het oog verliest. Doch langs den boven beschreven weg, waardoor het gelukte de bestemming der knoppen van V. microstoma vast te stellen, slaagde ik ook bij de „embrya" van hetzelfde dier. Wel is waar slechts in één geval, maar in dit ééne geval zoo volkomen, dat ik tot in alle bijzonderheden voor de juistheid der waarneming insta.

Op den 5[den] April 1875 te 10 uur 's ochtends had ik een vrij groote (circa 0.05 mm. lange) op een langen steel zittende Vorticel in het gezichtsveld gefixeerd, die, ongeveer in het midden van hare lengte, aan de kant van den rug, vlak onder de cuticula een 0.02 mm. grooten „embryonaalbol" bevatte. In dezen was, behalve een moeilijk waarneembare ronde kern in het centrum, een kleine peripherisch gelegen contractile vacuole te zien, die zich regelmatig om de 15 sec. samentrok. — Half binnen half buiten den „embryonaalbol'' lag, aan de voorkant,

1) Vergel. Stein, l. c. II. blz. 101, 115, 138.

een kleiner soortgelijk bolletje, van 0.008 mm. middellijn, een „embryo," voorzien met een zeer kleine maar duidelijke contractile vacuole, die zich om de 12 sec. contraheerde; aan de oppervlakte van het „embryo" was eene zacht golvende beweging als van trilharen te bespeuren. Boven den grooten „embryonaalbol," een spoor naar achter van het embryo, bevond zich in den wand der Vorticel een zwak gebogen spleetvormige opening van circa 0.007 mm. lengte en (in het midden) ongeveer 0.001 mm. breedte. Bij iedere contractie der vacuole van den grooten „embryonaalbol" verbreedde zich deze spleet met een kleinen schok, alsof de inhoud der contractile vacuole er in ontlast werd, hetzelfde verschijnsel dus, als aan het vestibulum der Vorticellen bij de contractie der daarnaast liggende vacuole waargenomen wordt.

Te 10^u 30′ begon het „embryo" zich te draaien en naar de spleet toe te rukken. (Hier werd de zwakkere vergrooting opgeschroefd). Te $10^u34'$ trad het, en wel binnen ongeveer 10 secunden, door de spleet geheel naar buiten, bleef eenige oogenblikken op de opening der spleet zitten en zwom daarna met een vrij groote, hoewel die der knoppen van V. microstoma niet bereikende snelheid weg. Zijn vorm was die van een matig gestrekt ellipsoide: nauwelijks de helft langer dan breed. Het tuimelde nu in vrij stijle spiralen, daarbij draaiende om eene eenigszins schuins van voren naar achter verloopende as van zijn lichaam, nagenoeg recht uit en met vrij constante snelheid door den droppel. Soms, vooral bij het ontmoeten van eenig vast lichaam, veranderde het plotseling van richting. Dit rondzwerven duurde 4 minuten, gedurende welken tijd het embryo geen oogenblik uit het oog verloren werd. Toen geraakte het toevallig in den draaikolk, die door de adorale spiraal van een groote op

een lemnawortel zittende Vorticella microstoma werd voortgebracht. Door den stroom tegen het peristoomdeksel der Vorticel aangedreven, bleef het hier onmiddellijk als vastgekleefd zitten en wel nagenoeg in het midden der schijf van het trilorgaan, een weinig naar de rugzijde toe. Na weinige minuten schenen de trilhaartjes verdwenen te zijn en het embryo in het peristoomdeksel te willen indringen. Het zat toen reeds zoo vast, dat het bij eenige toevallige contracties der Vorticel niet van deze losraakte, maar daarbij de volkomen sluiting van het peristoom als een tampon belette. De sterke vergrooting (Hartnack Obj. 8) werd nu weder aangeschroefd. Het embryo bleek geen trilharen meer te bezitten; zijne oppervlakte vertoonde echter zeer kleine oneffenheden, misschien te beschouwen als overblijfselen van de cilia, misschien als uiterst klein zuigvoetjes. Zekerheid hieromtrent kon ik niet verkrijgen. Zijn vorm was een weinig meer langwerpig geworden, hier en daar de oppervlakte iets geplooid. Te 10^u 55′ was het volkomen ingedrongen en lag nu als een scherp begrensd homogeen bolletje, nog steeds voorzien van de pulseerende vacuole, geheel ingesloten in de Vorticel, in het trilorgaan, onder de cuticula, die zich er boven weder scheen gesloten te hebben.

De Vorticel, die aanvankelijk met open peristoom was blijven doortrillen, trok zich na 10^u 55′ allengs samen; de fijne dwarse kringen op hare cuticula kwamen daarbij veel sterker te voorschijn. Te 10^u 57′ begon achter zich een trilhaarkrans te vormen; toen het nu bleek, dat het dier zijn steel wilde verlaten, werd de zwakke vergrooting weder aangeschroefd. Te 11^u 16′, dus 43 minuten, nadat het „embryo" zich op het trilorgaan had gefixeerd, verliet de Vorticel haren steel en zwom nu, het aborale einde vooruit, op de gewone wijze, met zeer groote snelheid weg. Ik

volgde haar ongeveer 10 minuten lang; toen zij echter eens plotseling van richting veranderde, verloor ik haar uit het oog en kon haar niet met zekerheid terug vinden, want er zwierven nog eenige even groote exemplaren derzelfde soort in den droppel.

Het belangrijk feit staat dus vast, *dat ook de zoogenoemde „embrya" van Vorticella microstoma zich actief in het lichaam van een ander exemplaar derzelfde soort kunnen inbooren* 1). Hiermede zoude men de parasitennatuur ook der embrya van Vorticella voor bewezen kunnen houden. Intusschen dient er toch onderzocht te worden of er niet nog andere opvattingen van het zooeven beschreven verschijnsel veroorloofd zijn!

Wij moeten dit stellig ontkennen! Er zoude natuurlijk alleen nog aan conjugatie (in den ruimsten zin) gedacht kunnen worden. Die gedachte is echter reeds daarom onhoudbaar, omdat er bereids — voor Vort. microstoma werd dit boven nog rechtstreeks bewezen — een echte conjugatie bij de infusoria bestaat; en wel is deze van principiëel anderen aard; want steeds zijn daarbij de twee of meer zich vereenigende individu's in bouw en afstamming aan elkander in beginsel gelijk 2). Wilde men, hoewel redenen van analogie hier ontbreken, in ons verschijnsel een *tweede* soort van conjugatie zien, dan zoude men aan deze natuurlijk, wegens den in beide gevallen geheel verschillenden oorsprong van het ééne der zich vereenigende individu's, ook een geheel verschillende beteekenis moeten toekennen, verschillende

---

1) Van een passief indringen kan natuurlijk met het oog op de plaats en de wijze van indringen geen spraak zijn.

2) Vermoedelijk zal men ook eens deze echte conjugatie tusschen de „embrya" der infusoria constateeren.

gevolgen moeten verwachten. Die beteekenis zoude, op gronden van analogie, slechts kunnen gezocht worden in het voorbereiden van eenig bijzonder ontwikkelings- of voortplantings-proces. Te vergeefs echter zal men naar een dergelijk proces zoeken, dat als gevolg der conjugatie met een „embryo" zoude kunnen opgevat worden. De bekende verschijnselen: wasdom, verdeeling, in- en uitwendige knopvorming, het enkysteeren, de gewone conjugatie, hebben er niets mede te maken. Er zoude slechts de „embryonaal-ontwikkeling" zelve overblijven. Deze echter als resultaat der „conjugatie" met een „embryo" 1) te beschouwen, zoude physiologisch ongerijmd en buitendien nog onlogisch zijn, doordat dergelijke onderstelling een cirkelbesluit zoude involveeren.

En nu, na dit alles, nog een naar het schijnt onoverwinnelijk bezwaar tegen de embryonaal-hypothese! Het is gelegen in het feit, dat „embryonaal-ontwikkeling" en gewone verdeeling (of knopvorming) *gelijktijdig bij hetzelfde individu* voorkomen. Claparède en Lachmann 2) hebben dit twee malen bij Stentor, Stein 3) twee malen bij Vorticella microstoma gezien. Stein meent wel is waar, dat men in deze gevallen de „embryonaal-ontwikkeling" als zoo goed als afgeloopen beschouwen moest. De waarnemingen, zooals ze beschreven worden, veroorlooven intusschen met hetzelfde recht, haar als eerst beginnende op te vatten. „Höchst wunderbar", zegt Stein 4) zelve, „würde es sein, wenn ein im Beginn der Fortpflanzungsperiode stehendes Thier sich theilte,

1) Die dan als een soort van mannelijke geslachtscel zoude functioneeren.

2) Études etc. II. blz. 189. Pl. IX. Fig. 4.

3) Organismus etc. II. blz. 118.

4) l. c. II. blz. 257.

denn Theilung und geschlechtliche Fortpflanzung schliessen sich in der ganzen Thierwelt absolut aus." Ik heb nu onlangs twee gevallen waargenomen, aangaande welke niet de minste twijfel bestaat, dat ze — van het standpunt der embryonaal-hypothese uit — tot de laatstbedoelde kategorie zouden behooren. In een groot exemplaar van Vorticella microstoma (Pl. V. Fig. 21), dat zich op de gewone wijze verdeelde, bleken, toen het tegen het einde der verdeeling door verdund azijnzuur gedood werd, in plaats van den gewonen nucleus in iedere helft twee ca. 0.006 mm. groote, van een lichten hof omgeven „kiembollen" (Stein) en ongeveer 8 kleine kernfragmenten voorhanden te zijn. Een ander exemplaar (Fig. 22), waaraan zich juist een echte knop had gevormd, vertoonde eveneens in plaats van de kern twee grootere „kiembollen" en vele kleine kernstukken, en ook de knop bevatte twee groote, maar slechts twee tot drie kleine kogeltjes. In den droppel, die de beide exemplaren bevatte, kwam knopvormige conjugatie niet zeldzaam voor. Buiten twijfel had men in beide gevallen te doen met exemplaren, die kort van te voren knopvormige conjugatie hadden ondergaan: dit leeren de karakteristieke kernproducten, in verband met het gelijktijdig voorkomen van conjugatie-toestanden (zie later). De eigenaardige splitsing der nuclei dient volgens de embryonaal-hypothese als teeken der *beginnende* embryonaal-ontwikkeling opgevat te worden. Stein 1) laat bepaaldelijk de grootere bollen, de „kiembollen," zich later rechtstreeks tot echte embryonaalbollen (met contractile vacuole en kern) ontwikkelen. Is dit nu waar, dan toonen onze beide gevallen het wonder van een dier, en wat hier vooral zwaar weegt,

---

1) l. c. II. blz, 114, 137.

van een elementair-organisme, dat zich absoluut gelijktijdig op tweederlei principieel verschillende wijzen voortplant.

Gemakkelijk kan men nog een tal van andere, ten deele vrij gewichtige bezwaren tegen de embryonaal-hypothese inbrengen 1), ik meen echter, dat na de reeds aangevoerde bewijzen niemand meer neiging zal gevoelen om haar te verdedigen. Intusschen dien ik, vóór wij dit punt verlaten, nog even terug te komen op de in het begin van dit hoofdstuk vermelde oudere reeks van waarnemingen, uit welke de ontwikkeling der acineten-achtige embrya uit de kernen van Stylonychia mytilus op schijnbaar overtuigende wijze gebleken was. Hoe de daar bevonden feiten, de merkwaardige veranderingen der nuclei nu, na verwerping der embryonaal-hypothese, op bevredigende wijze te verklaren?

Zoodanige verklaring meen ik tegenwoordig te mogen vinden in de onderstelling, dat de beschreven wijzigingen der nuclei van ziekelijken aard waren, verschijnselen van eene, hoogstwaarschijnlijk door de parasitische Acinetinen

1) Ik herinner aan het feit, dat ontwikkeling van „embrya" slechts bij enkele soorten is waargenomen, maar juist bij de naaste verwanten van deze, en wel bij soorten, die tot de allergewoonste behooren, dikwijls gemist wordt (o. a. bij Stylonychia pustulata en histrio); aan de waarneming, dat exemplaren, die „embryonaalbollen" bevatten, zich enkysteeren (zie Stein, l. c. II. blz. 115 en 118), hetgeen bij geen andere wijze van voortplanting, zoover mij bekend, gezien is; aan het feit, dat exemplaren van Stylonychia mytilus met veel „embryonaalbollen" allicht zonder uitwendige aanleiding, door uitéén vloeien of barsten, in het water te niet gaan (waarna alle „embryonaalbollen" zich in echte Acinetinen transformeeren), dat ze ook in ander opzicht (o. a. beweging) zich dikwijls als zieken gedragen, enz.

veroorzaakte voedingstoornis. Reeds zijn verscheidene gevallen van pathologische veranderingen van infusorien-kernen bekend, die blijkbaar door parasiten worden veroorzaakt. De kernen van Paramaecium aurelia, Chilodon cucullulus, Stentor Roeselii, Pleuronema chrysalis, e. a. zijn soms hypertrophisch en daarbij in vorm gewijzigd, ingesnoerd of plaatselijk opgezwollen, of zelfs in ongelijke deelen gesplitst. Men vindt ze dan gevuld met uiterst kleine staafvormige, onbewegelijke en zeer resisteerende, bacterien-achtige elementen, die slechts parasiten, maar niet zooals men vroeger dikwijls meende, spermatozoa zijn 1). Onlangs nu zag ik eene soortgelijke ziekte epidemisch bij Stylonychia mytilus optreden. De meeste exemplaren, overigens schijnbaar normaal, bezaten in plaats der gewone twee ovale kernen, twee, drie tot vijf schijnbaar homogene of uiterst fijnkorrelige vrij sterk lichtbrekende kernachtige lichamen. Enkelen van deze, vooral de kleinere, waren tamelijk bolvormig, de meesten meer langwerpig met halfbolvormige uiteinden of zijdelingsche opzwellingen, en schenen zich te willen verdeelen of in stukken van ongelijke grootte te willen splitsen. In enkelen werd een kleine vacuole waargenomen, die echter niet contractiel scheen te zijn. Grootere korrels of kernachtige elementen bevatten ze nooit. Soms waren twee, soms drie of vier, in één geval acht (uitwendige) nucleoli voorhanden, die meestal sterk lichtbrekend en homogeen en in den regel een weinig grooter dan normaal waren. In enkele gevallen werd er slechts één nucleus en een kleiner kernachtig lichaam gevonden; soms ontbraken de nucleoli. Het volume der meeste kernachtige lichamen overtrof zeer aanzienlijk —

1) Stein, l. c. II. p. 96—99.

tot twee, drie en meermalen — dat der gewone nuclei. De verschillende lichamen in hetzelfde individu waren in den regel ongelijk, soms zeer ongelijk van volume, meestal ook van vorm.

Ik meende aanvankelijk ontwikkeling van „embryonaalbollen" hier voor oogen te hebben, te meer omdat ik na eenig zoeken één exemplaar met één en een ander met twee groote en acht kleine „embryonaalbollen" vond 1). Toen ik echter een aantal exemplaren — na voorafgaande isolatie — achtereenvolgens twee tot vijf dagen lang waarnam, zag ik wel de vermelde lichamen grooter worden, ook allengs van plaats en vorm veranderen en in enkele gevallen zich verdeelen; maar nooit kwam het tot de ontwikkeling van op „embryonaalbollen" of „embrya" gelijkende vormen. Een „geboorteopening" was in geen geval te ontdekken.

De grootste en oudste der kernachtige lichamen bleken, na door drukking met het dekglasje uit het lichaam der Stylonychien uitgeperst te zijn, gelijkmatig en zeer dicht gevuld te wezen met ca. 0.003 mm. lange, ongeveer driemaal smallere staafvormige lichaampjes, die door een dwarse insnoering in twee gelijke helften schenen verdeeld te zijn. Ze losten in water en verdunde zuren niet op. Blijkbaar waren het bacterien. In het water, waarin de genoemde Stylonychien leefden, kwamen dezelfde organismen vrij talrijk voor; ze hoopten zich na eenigen tijd vooral op den bodem van den droppel op. Bewegingen werden niet met zekerheid geconstateerd. Sommige Stylonychien gingen spontaan te gronde, waarbij

---

1) In die beide gevallen waren de normale kernen voorhanden. — Na het uitpersen der „embryonaalbollen" kwamen aan dezen zuigvoetjes te voorschijn.

dan de nucleus-achtige lichamen als slechts bleek begrensde, maar nog lang den aanvankelijken vorm behoudende hoopen van baterien vrij werden. Nucleus-membranen werden niet gevonden. De massa, waarin de bacterien lagen, scheen matig vast en elastisch te zijn, en in water langzamerhand op te zwellen en weeker te worden, eindelijk op te lossen. Ook binnen de Stylonychiae werd soms iets soortgelijks waargenomen: een der kernachtige lichamen werd — in den loop van een tot twee dagen — grooter en bleeker, minder scherp begrensd en was dan na eenigen tijd verdwenen. Misschien was bij die oplossing ook de verteerende invloed van het endoplasma der Stylonychia in het spel.

Ik ontken niet, dat tusschen de zooeven beschreven en de vroeger door mij bij Stylonychia mytilus waargenomen verschijnselen nog aanzienlijke verschillen bestaan, vooral ook in dit opzicht, dat in het eene geval de parasiten binnen in het andere buiten de nuclei leefden. Maar de nieuwe feiten leeren toch, en hierop komt het hoofdzakelijk aan, dat onder den invloed van parasiten de nuclei van Stylonychia mytilus veranderingen kunnen ondergaan, die in vele opzichten het beeld eener in vollen gang zijnde „embryonaal-ontwikkeling" voorspiegelen. 1)

1) Het is overigens niet onmogelijk, dat ook in de oudere reeks van waarnemingen behalve Sphaerophrya nog andere — b. v. bacterienachtige — parasiten in den nucleus in het spel waren. Ik heb toen op deze mogelijkheid niet specieel gelet, beschikte in dezen tijd ook slechts over vrij onvoldoende optische hulpmiddelen en had buitendien nog zeer weinig ervaring op mikroskopisch gebied. — Zeker is de tegenwoordigheid der parasitische acinetinen *op zich zelven* niet voldoende, om de toen gevonden kernmetamorphosen te verklaren, want in verreweg de

Na de onhoudbaarheid der embryonaal-hypothese aangetoond te hebben, blijft ons slechts weinig meer over de parasitentheorie te zeggen. De belangrijkste argumenten, die tegen de laatste zijn ingebracht geworden, hebben wij reeds ontzenuwd. Wij zouden de overige gerust met stilzwijgen voorbijgaan, indien ze niet door Stein, den grootsten kenner der infusorien-wereld, waren te berde gebracht. Het zijn de volgenden 1).

In de eerste plaats de constante ligging der „geboorteopening'' bij Stylon. mytilus, op de buikzijde, dicht achter het peristoom in de linker lichaams-helft. — Dit feit vindt, naar ik meen, eene zeer eenvoudige verklaring in de volgende beschouwing. De Sphaerophrya is een zeer klein, licht wezen, dat in den regel slechts passief en wel zeer gemakkelijk met de vloeistof, waarin het zweeft, in beweging gebracht wordt. Zoodra een Stylonychia in zijne nabijheid komt, zal de Sphaerophrya door den uiterst krachtigen stroom, die de machtig ontwikkelde adorale spiraal van dit dier onophoudelijk in het water produceert, gepakt en naar den mond der Stylonychia gedreven worden. Zoo zij niet door den mond opgenomen wordt, zal zij zich hier met hare tentakels vasthechten en onder den bestendigen invloed van den naar achter gerichten waterstroom een weinig naar achter toe rukken, waar zij zich dan in het lichaam invreet. Hier blijft ze liggen. De opening zal zich weder kunnen sluiten. Zoo dit gebeurt, zal echter de wand der Stylonychia op die plaats zeer waarschijnlijk minder wederstand blijven bieden en dan door de van binnen aandringende

---

meeste gevallen blijven, naar wij vroeger reeds zagen, de nuclei daarbij normaal.

1) Stein, l. c. II. p. 51. vlg.

„embrya" gemakkelijker dan op andere plaatsen weder doorboord worden. Het dient intusschen opgemerkt te worden, dat in enkele gevallen door Balbiani en mijzelven meer dan eene „geboorteopening", en daaronder een of meerdere op de rugvlakte van Stylonychia werden waargenomen.

De inconstantie der ligging van de „geboorteopeningen" bij Paramaecium en Urostyla grandis verklaart zich, gedeeltelijk zeker, voor de eerste soort, uit het geheele ontbreken, voor de tweede, uit de in betrekking tot de grootte van het lichaam en van het overige trilhaarbekleedsel vrij geringe ontwikkeling der adorale spiraal 1). Verder dient men in aanmerking te nemen dat, vooral bij groote soorten, als Urostyla, Stentor, ook wel Paramaecium aurelia, de „embryonaalbollen" tengevolge van de bewegingen van het endoplasma, waarin ze liggen, van de plaats waar ze ingedrongen waren naar andere plaatsen van het lichaam kunnen vervoerd worden, waar dan de „embrya" zich naar buiten doorbooren.

Een ander argument tegen de parasiten-hypothese vindt Stein in het feit, dat de »embryonaalbollen" niet zooals andere infusoria verteerd worden. Inderdaad kunnen in de spijsverteerende vochten van iedere diersoort slechts zeer enkele vormen blijven leven: de meesten worden verteerd of sterven althans. De parasiten-hypothese is dus in zooverre blijkbaar in het nadeel tegenover de embryonaal-hypothese, als zij in dit geval het a priori minder waarschijnlijke aannemen moet. Intusschen de tallooze entozoa leeren toch, dat ook het a priori minder

1) Bij Urostyla schijnt, in overeenstemming met deze verklaring, de „geboorteopening", zoo er slechts één embryonaalbol voorhanden is, in den regel op dezelfde plaats als bij Stylonychia mytilus te liggen. Zie Stein, l. c. I. blz. 199.

waarschijnlijke nog zoo dikwijls plaats heeft, dat men aan het genoemde bezwaar niet veel gewicht behoeft toe te kennen. — Dikwijls zijn de parasiten karakteristiek voor de soorten, die ze bewonen, worden in de met dezen naast verwante soorten niet aangetroffen of door andere vormen vertegenwoordigd — ik herinner, om bij de infusoria te blijven, slechts aan de verschillende vormen van Opalina die de verschillende Batrachiers bewonen. Hieruit blijkt tevens hoe ongegrond het bezwaar is, dat Stein vindt in de op het standpunt der parasiten-hypothese onvermijdelijke noodzakelijkheid, om verschillende soorten van het parasitische genus Sphaerophrya aan te nemen 1).

Evenmin eindelijk, en mede om dezelfde redenen, zal men Stein kunnen toestemmen als hij zegt: „Nach der Einwanderungshypothese bleibt es ferner eine höchst auffallende Erscheinung, dass die vorausgesetzten verschiedenen Arten der Gattung Sphaerophrya nur ganz bestimmte Infusorienarten als ihre Wirthe benutzen, alle übrigen" — „Arten, verschmähen." Wel is waar gaat hij voort: „Man wird mir einwenden, dass es ja in der Thierwelt sehr viele Parasiten gebe, die nur auf ganz bestimmte Wirthe angewiesen seien, und dass zu dieser Kategorie von Parasiten auch die Sphaerophryen gehören könnten." Maar, meent hij: „einer solchen Annahme steht die Lebensweise aller unzweifelhaften Acinetinen entgegen, diese treffen niemals eine Auswahl unter den ihnen sich darbietenden Infusorien, sondern die heterogensten Formen, die in den Bereich ihrer Tentakeln gerathen, werden von ihnen festgehalten und ausgesaugt."

1) De „embrya" der Vorticellinen dienen wegens het ontbreken van tentakels een eigen geslacht te vormen. Ik stel voor, het „Endosphaera" te noemen.

Dit bezwaar kan ik niet deelen, want ik meen zeer te moeten betwijfelen, of de niet parasitische Acinetinen inderdaad geen keuze doen. Hoewel ik dit punt niet specieel onderzocht heb, heb ik toch uit al mijne terloops gedane waarnemingen den indruk verkregen, dat ook deze soorten uit de beschikbare vormen een keuze doen, en Stein blijft ook specieele bewijzen voor zijn beweren schuldig.

Wij hadden boven de alternative gesteld: zijn de zoogenoemde embrya nakomelingen of parasiten der dieren, waarin ze wonen? Er is nu nog een derde mogelijkheid, die, namelijk, dat ze zoowel het ééne als het andere waren. Inderdaad, is het niet denkbaar, dat ze zich oorspronkelijk in individus der soort, waarin men ze aantreft, als embrya ontwikkelen en, na het ouderlijk lichaam verlaten te hebben, in andere individus derzelfde soort indringen, om in deze, die dan de rol van echte voedsters zouden spelen, verder te groeien en langs geslachteloozen weg jongen te produceeren? Deze zouden dan wederom, na al of niet naar een ander individu verhuisd te zijn, hetzelfde proces herhalen, eindelijk echter weder den vorm van het moederdier aannemen. — Zoodanige onderstelling kan, wel is waar, zich niet op bekende analogieen in het dierenrijk steunen, maar zeker is het, dat ze met de feiten over 't algemeen veel beter harmoniëert dan de zuivere embryonaalhypothese en dat ze althans enkele verschijnselen beter dan de parasitenhypothese verklaart (o. a. enkele der boven beschreven kernmetamorphosen en het niet verteerd worden der „embryonaalbollen.") Intusschen vele, en daaronder eenige der meest belangrijke, tegen de embryonaal-hypothese gerichte bezwaren blijven ook voor haar geldig:

ik noem het feit, dat nog nooit de ontwikkeling van een „embryonaalbol” uit het lichaam van den hospes rechtstreeks is waargenomen, de eigenaardige verschillen in bouw tusschen „moederdier” en „embryo” (tentakels), het geheele ontbreken van overgangsvormen tusschen beide, de positieve waarnemingen omtrent de verdere lotgevallen der „embrya”, enz. Aangezien nu de parasitenhypothese al deze feiten op de eenvoudigste en natuurlijkste wijze verklaart en ook overigens met de feiten in voldoende overeenstemming is, is zij de éénige, die tegenwoordig kan aangenomen worden, en wel moet men haar een graad van waarschijnlijkheid toekennen, die de mathematische zekerheid zeer nabij komt. De embryonaal-hypothese, in zooverre ze ook het facultatief parasitisme ontkent, is onvoorwaardelijk te verwerpen, aangezien ze nu door positieve waarnemingen rechtstreeks wederlegd is. Zoo zij eens, hetgeen ten zeerste twijfelachtig, gewijzigd weder optreden mocht, zou dit slechts kunnen zijn in de zooeven aangeduide combinatie met de parasiten-theorie.

5 Over het conjugatie-proces en zijne gevolgen.

Het spreekt van zelf, dat men, door de zoogenoemde embrya voor parasiten te verklaren, elken causalen samenhang tusschen de bekende conjugatie-verschijnselen der infusoria en de ontwikkeling der genoemde parasiten ontkent. Zooals men weet, beschouwt Stein het laatste proces als het gevolg der conjugatie. De nuclei der geconjugeerde individua leveren, volgens hem, hetzij door rechtstreeksche splitsing (Vorticella, Paramaecium), hetzij na vooraf in een eigenaardig lichaam (placenta, Stein)

gemetamorphoseerd te zijn (Euplotinen, Oxytrichinen, stokvormende Vorticellinen, Trichodinen) kleine bolvormige elementen. Van deze zouden ten minste enkelen zich tot de zoogenoemde kiembollen (Stein) ontwikkelen, die dan óf binnen het moederdier tot de bekende embryonaalbollen óf (Stylonychia pustulata en histrio e. a.) naar buiten ontlast, zich ook buiten — op eene nog onbekende wijze — verder zouden ontwikkelen. — Balbiani noemt de „kiembollen", die hij overigens eveneens ten gevolge der conjugatie uit den nucleus zich laat ontwikkelen, eieren, ontkent, naar wij reeds zagen, dat ze zich ooit in het moederlijk lichaam tot „embryonaalbollen" en „embrya" ontwikkelen, maar beschouwt alle infusoria als eieren leggende dieren.

De leer van het ontstaan der „embryonaalbollen" binnen het moederdier uit de „kiembollen" is reeds in het vorige hoofdstuk wederlegd. Zij was slechts de consequentie van eene willekeurige hypothese aangaande de tijdelijke opéénvolging, in één individu, van verschillende, gelijktijdig of op verschillende tijden bij verschillende individu's waargenomen toestanden, dus een zuster van de oude Acineten-theorie, van de leer der overlangsche verdeeling van de niet-peritriche infusoria, der leer van de knopvorming, die later bleek in den regel conjugatie te zijn, enz.

Wij hebben hier nog slechts te doen met de vraag, of de „kiembollen" of „eieren" genoemde elementen, uit den nucleus onstaan en als kiemen te beschouwen zijn.

A priori reeds is, nu de eencellige natuur der infusoria, dus de homologie tusschen nucleus en celkern, niet meer kan betwijfeld worden, een ontwikkeling van jongen uitsluitend uit den nucleus in de hoogste mate

onwaarschijnlijk 1). Want er is noch uit de histiologie der dieren, noch uit die der planten een enkel geval bekend, waarin uitsluitend uit de celkern of uit deelen er van zich een volkomen cel zoude ontwikkeld hebben. Intusschen, het kon zijn, dat men zich omtrent de nadere wijze van ontstaan der „kiembollen" of „eieren" — zeker een zeer moeilijk punt van onderzoek — vergist had; het kon wezen, dat deze niet uitsluitend producten van den nucleus, maar ook tevens van het protoplasma of alleen van het laatste afkomstig waren.

Maar ook in dezen belangrijk gewijzigden vorm dient de vermelde hypothese reeds a priori verworpen te worden, en wel op grond van hetzelfde argument, dat boven, naast andere, tegen de „embryonaal-hypothese" van Stein werd gebruikt. Indien de conjugatie werkelijk voortplanting door eieren (of andere van het moederdier in bouw geheel verschillende elementen ten gevolge had, dan zoude men overgangsvormen tusschen eieren of jongen en moederdier kunnen en niet zeldzaam moeten vinden, want conjugatie is een zeer gewoon verschijnsel, zeer gewoon juist bij de meest frequente soorten, als Paramaecium aurelia en bursaria, Colpidium colpoda, Chilodon cucullusus, Euplotes charon, Stylonychia mytilus, pustulata en histrio enz., bij welke ze epidemisch, en wel dikwijls gelijktijdig bij een enorm aantal van individus, pleegt op te treden 2). Maar zelfs van deze

1) R. Hertwig heeft terecht op de onwaarschijnlijkheid en tevens op groote principiëele beteekenis gewezen, die het voorkomen van een dergelijke wijze van voortplanting bij de infusoria voor de cellenleer zoude hebben. l. c. blz. 66 vlg.

2) Ik wil hier nog uitdrukkelijk vermelden, dat tusschen het verschijnen van „embryonaalbollen" en van conjugatie-toestanden volstrekt geen tijdsverband bestaat. Ik heb sedert 16 jaren

soorten zijn hoegenaamd geen ontwikkelingstoestanden bekend, die als overgangen van een embryonalen vorm tot den volkomen ontwikkelden zouden mogen opgevat worden. Ja niet eens overgangen tusschen de verschillende ontwikkelde vormen zijn met zekerheid aangetoond: men is bijna nooit in twijfel met welke soort men te doen heeft.

Deze feiten nopen, in algemeenen zin, het voorkomen eener voortplanting der infusoria door van het moederdier in bouw geheel verschillende kiemen te ontkennen. Zoolang er niet geheel nieuwe feiten zullen ontdekt zijn, heeft dus ook de heerschende leer van het bestaan eener geslachtelijke voortplanting der infusoria door eieren of embrya geen recht van bestaan.

Dat er dergelijke feiten zullen gevonden worden, moet

---

vele conjugatie-epidemien van Paramaecium aurelia en bursaria, Stylonychia mytilus, Vorticella microstoma, Carchesium polypinum en aselli waargenomen en nauwkeurig, soms dagelijks, tot weken lang na het verdwijnen der laatste conjugatie-toestanden op dezelfde localiteit naar embryonaal-ontwikkeling gezocht, maar slechts tweemalen (éèns bij Paramaecium aurelia en éèns bij Stylonychia mytilus) gelijktijdig en kort daarna enkele individu's met „embryonaalbollen" gevonden, terwijl ik niet zelden bij dezelfde soorten „embryonaalbollen" ontmoette, zonder vóór, op, of ná den tijd, waarin ze voorkwamen, geconjugeerde exemplaren te kunnen ontdekken. Uit de opgaven van Balbiani, Stein, Bütschli (l. i. c.) blijkt, dat ik in dit opzicht slechts het lot van alle onderzoekers gedeeld heb. Uit deze waarnemingen volgt aangaande Styl. mytilus nog in 't bijzonder, dat in geen geval de zoogen. „kiembollen" van dit dier tot „embryonaalbollen" zich zouden kunnen ontwikkelen. Want reeds op den tweeden, hoogstens op den derden dag na de conjugatie zijn de „kiemkogels" van Styl. mytilus weder verdwenen. Dit bevestigen rechtstreeks waarnemingen op geïsoleerde individu's. Zie later.

ik zeer betwijfelen, niet alleen op grond der reeds aangevoerde feiten en beschouwingen, maar voornamelijk ook op grond van hetgeen zich omtrent de conjugatie en hare gevolgen positief laat vaststellen. Ik ga er toe over mijne waarnemingen hieromtrent mede te deelen.

Over samenhangende reeksen van waarnemingen, voldoende om het verloop der verschijnselen, althans in de hoofdzaak, van het begin tot aan het eind er uit af te leiden, beschik ik slechts ten aanzien van Paramaecium aurelia, Stylonychia pustulata en histrio, Vorticella microstoma en Epistylis plicatilis. Een gering aantal soorten, wel is waar, maar toch repraesentanten van de drie groote afdeelingen der holotriche, hypotriche en peritriche infusoria, en tevens soorten, wier conjugatieverschijnselen ook van andere zijden uitvoerig beschreven zijn en betrekkelijk gemakkelijk gecontroleerd kunnen worden. Wij dienen elke soort afzonderlijk te behandelen. Feiten en theoretische beschouwingen willen wij streng uitéénhouden, ten einde het overzicht over de eerste en het oordeel over de laatste gemakkelijker te maken. — Bijna uitsluitend zullen we ons bepalen tot het gewichtigst punt van het vraagstuk: de wijzigingen van den nucleus 1).

1) Ongelukkig is het, wegens de zwarigheid, den nucleus in het levende dier waar te nemen, over 't algemeen niet mogelijk, de wijzigingen, die dit orgaan ondergaat, achtereenvolgens op *hetzelfde* individu waar te nemen. Slechts bij Stylonychia pustulata slaagt men er eenigszins in, maar nauwelijks voldoende. Men dient dus, óf de verschillende toestanden, zooals ze zich naast elkander in *verschillende* individu's aanbieden, met elkander te vergelijken, óf enkele individu's, na isolatie, op verschillende bekende tijden gedurende en na de conjugatie te dooden. De laatste, experimenteele, methode is natuurlijk in principe beter dan de eerste, die gewoonlijk gevolgd wordt. Zij biedt

A. Paramaecium aurelia en verwante soorten.

De tot dusverre bekende onderzoekingen stemmen met betrekking tot die soort in zooverre allen met elkander overeen, als ze leeren, dat de nucleus ten gevolge van de conjugatie zich in talrijke kleine fragmenten splitst, tusschen welke meestal enkelen door aanzienlijkere grootte, volkomen sphaerischen vorm en sterker lichtbrekend vermogen uitmunten. Verder leeren allen, dat de nucleolus aanzienlijk groeit en zich achtereenvolgens in twee of meer met vezelachtige elementen („spermatozoa") gevulde fragmenten splitst, die later niet meer gevonden worden.

De verschillen tusschen de enkele waarnemers komen vooral op het volgende neder.

Volgens Balbiani 1) gaat de nucleus, reeds terwijl de beide individus nog samenhangen, door van de oppervlakte zich vormende insnoeringen in een lange gewonden, aanvankelijk een kluw vormende streng over, welker massa zich rechtstreeks in kortere stukken, eindelijk in de genoemde talrijke kleine fragmenten splitst. Vier, zelden twee of acht van deze worden, na zich gelijktijdig tot zekere grootte ontwikkeld en een „kiemblaasje" verkregen te hebben, door de uit even veel „capsules seminales" afkomstige „spermatozoa" van het ander individu bevrucht en daarna gelegd. Dit heeft na het uitééngaan der beide individus plaats. De wisseling der „capsules séminales" geschiedt gedurende de conjugatie.

Volgens Stein 2) ondergaat de nucleus, zoolang de

helaas in praxi veel meer bezwaren dan deze, maar diende desniettegenstaande veel meer toegepast te worden, dan tot dusverre geschied is.

1) l. c. blz. 92 vlg.

2) l. c. II. blz. 89—91.

dieren samenhangen, geen verandering van eenige beteekenis. Na opheffing van den samenhang valt hij, tengevolge van bevruchting door „spermatozoa", afkomstig uit de „Samenkapseln" van hetzelfde individu, in een gering aantal van vrij groote rondachtige stukken uiteen. Stein vermoedt, dat deze zich eerst tot gewonden strengen ontwikkelen, die dan door verdeeling in de kleine fragmenten uiteenvallen. Enkelen van dezen, zoo gelooft hij, ontwikkelen zich verder tot de „kiembollen" (Balbiani's eieren), die rechtstreeks tot „embryonaalbollen" worden. Uit de anderen regenereert zich de nucleus.

O. Bütschli 1) vond in ééne reeks van waarnemingen den nucleus reeds gedurende de conjugatie, in een andere reeks eerst na scheiding der conjuges in een gewonden en daarbij vertakte streng veranderd. Deze laat hij zich in talrijke stukken splitsen, waarvan enkelen — dikwijls 5 tot 8 — grooter en lichter dan de anderen zijn. Evenals Stein drukt Bütschli er op, dat er in hetzelfde individu overgangen tusschen deze „eieren" en de kleine fragmenten voorkomen. Een centraal helder blaasje („kiemblaasje"), dat Balbiani en ook Stein in de groote bolletjes meenen gezien te hebben, vindt hij in deze niet. Maar wel scheen elk der grootere bollen (na toevoeging van azijnzuur) als uit een aantal van blaasjes samengesteld te zijn, die met de kleinste kernfragmenten overeenkwamen. Bij geïsoleerd bewaarde individus vond hij verscheiden dagen na de conjugatie de grootere bollen niet merkbaar veranderd, ook in getal niet verminderd. — Hij betwijfelt, vooral op vergelijkend-

---

1) Einiges über Infusorien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 9. 1873. blz. 662 vlg. Naar de teekeningen te oordeelen heeft B. niet, zooals hij meent, P. aurelia, maar P. putrinum of ambiguum. onderzocht.

histiologische gronden, dat de vezelachtige elementen, die zich in den nucleolus ontwikkelen, de beteekenis van spermatozoa hebben, en in verband hiermede het plaats grijpen van eene „bevruchting" bij de conjugatie.

Mijne eigen waarnemingen deden mij een onafgebroken reeks van ontwikkelingstoestanden kennen, waarvan ik de meest belangrijke zoo kort mogelijk en wel in het algemeen in die opvolging beschrijven wil, waarin ze zich naar mijne meening bij hetzelfde individu uit elkander zouden hebben ontwikkeld. Aangezien ik, evenals Bütschli, de verschijnselen in verschillende conjugatie-epidemiën niet geheel aan elkander gelijk vond, dienen wij de epidemieën zooveel mogelijk afzonderlijk te behandelen. De meeste resultaten leverde mij een groote epidemie, in April 1862 te Leipzig waargenomen. Ik ontmoette daar de volgende toestanden.

a) Syzygien.

1) Nucleus en nucleolus volkomen normaal 1).

2) Nucleus en vooral nucleolus grooter dan gewoonlijk, op tamelijken afstand van elkander gelegen, overigens normaal. — Overtrof de lengte van den nucleolus 0.015 mm. dan had hij een fijn overlangsch gestreept aanzien.

3) Nucleus nog grooter en meer bolvormig dan gewoonlijk, soms met een oppervlakkige insnoering. De nucleolus een 0.03 mm. lang 0.02—0.025 mm. breed ellipsoidisch blaasje met een schijnbaar uit fijne zwak gebogen overlangsche vezeltjes bestaanden inhoud, overeenstemmend met Balbiani l. c. Pl. VII Fig. 12 N. — In ver-

1) Zoo niet uitdrukkelijk iets anders vermeld is, waren nucleus en nucleolus van het ééne individu der syzygie gelijk aan die van het andere. Dit feit is reeds door Balbiani als de norm aangemerkt en door Stein en Bütschli over 't algemeen bevestigd geworden.

scheidene dergelijke gevallen lagen de beide nucleoli der syzygie, die dan een meer langwerpigen vorm hadden overkruist, half in het eene half in het andere individu, ongeveer op de hoogte der tegen elkander geperste mondopeningen. Ze schenen dus op het punt, om uit het eene in het andere individu over te gaan.

4) Nucleus als in 3, maar met één of meer oppervlakkige onregelmatig verloopende insnoeringen. Nucleolus peervormig (0.025 mm. lang), posthoornachtig (identisch met Balbiani Pl. VII Fig. 12 E), of spoelvormig, tot 0.06 mm. lang (Balbiani Pl. VII Fig. 12 K), midden in het dier gelegen.

5) Nucleus als in 4, misschien een weinig dieper ingesnoerd. In elk individu twee nucleoli van 0.025—0.04 mm., in vorm en uitzien nagenoeg gelijk aan Balbiani Pl. VII Fig. 6 en 7; inhoud duidelijk vezelachtig.

6) Nucleus evenals in 5. In elk individu vier nucleoli, allen gestrekt ellipsoidisch (0.022—0.04 mm. lang, 0.001 mm. breed), of peervormig, in beide gevallen met onduidelijk vezelachtigen inhoud.

7) Nucleus nog dieper ingesnoerd, maar kort en dik. In het éene individu der syzygie twee langwerpige onduidelijk overlangs gestreepte nucleoli (0.04 mm. lang, 0.015 breed) en twee homogene bolvormige nucleoli (van 0.006 mm.); in het andere individu drie langwerpige onduidelijk overlangsch gestreepte nucleoli van denzelfden vorm en van dezelfde dimensies als in het eerste en een zwak niervormige homogene vrij sterk lichtbrekende nucleolus (0.007 mm. l.), allen nabij het midden van het dier.

b.) Enkele individus.

8) Nucleus door diepe gewonden insnoeringen in een kluwvormig bandachtig lichaam veranderd. Nucleoli niet met zekerheid waargenomen.

9) Nucleus een lang, veelvuldig gekronkelde streng of band, die uit verscheidene stukken schijnt te bestaan (ongeveer als in Balbiani l. c. Pl. VII Fig. 8).

10) In plaats van de lange streng, tallooze, hier en daar parelsnoerachtig aan elkander gevoegde, 0.004—0.008 mm. en meer lange, nagenoeg bolvormige of ovale fragmenten, blijkbaar uit dezelfde stof bestaande als de streng in 9, minder sterk lichtbrekend als de normale nucleus.

11) In plaats van den nucleus, tallooze vrij onregelmatig door het lichaam verspreide fragmenten als in 10, daaronder enkelen, dikwijls 3—8 (tot hoogstens 0.02 mm.), zuiverder bolvormig, sterker lichtbrekend, overeenkomend met de toestanden, afgebeeld door Bütschli l. c. Taf. XXV Fig. 6 en Taf. XXVI. Fig. 9. Niet altijd een scherp verschil tusschen de kleine en groote elementen.

12) Vier groote (0.02 mm.) en negen kleine (0.005—0.01 mm.) nagenoeg bolvormige lichamen, in lichtbrekend vermogen niet merkbaar van gewone nuclei verschillend, vrij onregelmatig door het lichaam verspreid.

13) Drie groote en zeven kleinere dergelijke elementen, bijna allen in de voorste helft van het dier. De beide grootste nagenoeg bolvormig (0.03 mm.); naast één er van een zwak niervormige van 0.027 mm. lengte en 0.01 mm. breedte. De zeven kleinen ovaal of bolvormig, tusschen 0.006 en 0.01 mm. groot.

14) Twee groote (0.032 mm.), een weinig afgeplat bolvormige lichamen, van overigens dezelfde eigenschappen als in de vorige gevallen, en, dicht er om heen, 6 kleine van 0.006—0.01 mm., allen in de voorste helft van het lichaam.

In een ander geval één groot langwerpig, iets peervormig nucleus-achtig lichaam (0.046 mm. l.), één tamelijk bolvormig dergelijk lichaam (0.034 mm.) en acht kleine

tusschen de 0.005 en 0.015 mm. — Nog in een ander geval twee groote bollen van 0.04 mm., dicht er om heen zeven kleine bolvormige lichaampjes van dezelfden aard als in de vorige; allen in de voorste helft van het dier, op de plaats waar gewoonlijk de nucleus ligt.

Gedurende een andere epidemie, in Augustus en September 1861 te Leipzig waargenomen, ontmoette ik behalve de vormen sub 1, ook de toestanden der kern sub 8 en 9 beschreven, en overgangen tot 10, bij individus die nog geconjugeerd waren. Dergelijke gevallen heb ik ook in latere jaren nog meermalen waargenomen. In een epidemie van December 1861, insgelijks te Leipzig, kwamen, in overeenstemming met de resultaten der epidemie van April 1862, de sub 1, 2 en 6 beschreven toestanden voor.

Exemplaren, zooals ze het eerst door Johannes Müller gezien zijn, wier nucleus vergroot en met staafjesvormige elementen gevuld was, werden gedurende de genoemde epidemieën niet waargenomen, een bewijs te meer, dat ze niet van syzygien afkomstig en de staafjes in hun nucleus niet identisch met de zoogenoemde spermatozoa zijn, die zich gedurende de conjugatie in den nucleolus ontwikkelen.

De zooeven beschreven feiten leiden, naar ik meen, met noodzakelijkheid en geheel ongedwongen tot de volgende voorstelling omtrent het verloop der verschijnselen gedurende en na conjugatie.

De nucleus neemt na de vereeniging der beide individus in volumen toe, splitst zich — óf reeds gedurende de conjugatie, óf na het uitééngaan der conjuges — van de oppervlakte uit in een of meer lange aanvankelijk tot één kluw opgevouwen strengen; deze vallen door

dikwijls herhaalde verdeeling en afsnoering in telkens kortere strengen, eindelijk in uiterst kleine rondachtige fragmenten uitéén. Gedurende deze splitsing neemt het lichtbrekend vermogen der nucleus-zelfstandigheid allengs af, haar watergehalte dus hoogst waarschijnlijk toe. In de plaats van, dus hoogst waarschijnlijk uit de uiteengevallen nucleus-massa, ontstaan spoedig weder kleine, meestal bolvormige elementen, waarvan enkele (de „kiembollen" of „eieren") zich bijzonder snel vergrooten. Door voortgezette vereeniging, waarbij het lichtbrekend vermogen weder stijgt, verminderd het aantal dezer elementen bestendig, totdat door ineensmelten der laatsten de oude nucleus hersteld is. — Kort gezegd, valt dus ten gevolge der conjugatie de nucleus in zeer kleine fragmenten uitéén en bouwt zich daarna geheel op nieuw op 1).

De veranderingen van den nucleolus, misschien het moeilijkst punt van het onderzoek, zijn, althans wat de latere stadia betreft, nog niet voldoende opgehelderd. Vast staat, dat de nucleolus zich onder belangrijke volumenvermeerdering allengs in twee of vier (ook wel meer) gelijke deelen („Samenkapseln") splitst. Daarbij neemt hij, evenals de nucleus, en in hoogere mate als deze, in lichtbrekend vermogen af, dus waarschijnlijk in watergehalte toe. Zijn inhoud verkrijgt een vezelachtig aanzien. Later worden de splitsings-producten van den nucleolus weder meer homogeen en kleiner en schijnen, althans in vele gevallen, nog gedurende de conjugatie of eerst na

1) Het proces stemt dus in zooverre overeen met dat der nieuwvorming van de kern bij de verdeeling van plantencellen, zooals dit o. a. door Hofmeister van moedercellen der sporen van Psilotum triquetrum wordt beschreven en afgebeeld. Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. blz. 82 vlg. Fig. 16.

het uiteenvallen 1) der syzygie geheel te verdwijnen. Hoe de enkelvoudige nucleolus zich later weder vormt, blijft onzeker. — Gedurende de conjugatie wisselen de nucleoli der beide individu's met elkander van plaats 2). De wisseling kan vóór en ná de verdeeling van den nucleolus plaats grijpen.

De splitsing van den nucleus verloopt, wat den tijd aangaat, geheel onafhankelijk van de veranderingen van den nucleolus. Daarentegen schijnt de wederopbouw van den nucleus steeds eerst na het verdwijnen der nucleoli te beginnen. Men zoude dus kunnen vermoeden, dat de reconstructie van den nucleus het gevolg ware eener van de zelfstandigheid der nucleoli op de nucleus-fragmenten uitgaande werking, in zeker opzicht vergelijkbaar met bevruchting.

Het indringen der vezelachtige elementen, die zich gedurende de conjugatie in den nucleolus vormen, in nucleus, nucleus-fragmenten of protoplasma, op de wijze van spermatozoa, is zeer onwaarschijnlijk.

De hier gegeven voorstelling van het verloop en de gevolgen der conjugatie vindt een verderen steun in hetgeen ik bij andere soorten van Paramaecium heb waargenomen. In de eerste plaats bij Paramaecium bursaria. — Ten opzichte van deze soort zijn er nog slechts weinig en ten deele tegenstrijdige mededeelingen gedaan. Volgens Balbiani 3), die ook in dit geval minder waarnemingen beschrijft dan dogmatiseert, snoeren zich van den nucleus,

---

1) Dit bewijzen o. a. de door Balbiani en Bütschli beschreven toestanden.

2) Hiervoor spreekt in 't bijzonder zeer het door Bütschli, l. c. blz. 664 beschreven en Taf. XXV. Fig. 2 afgebeeld geval.

3) l. c. blz. 100.

die zijn primairen vorm behoudt, slechts twee, soms vier „ovules" van „0.0072 mm." af en vervormen zich tot evenveel „oeufs" van „0.0144 mm." De nucleolus groeit en verdeelt zich, meestal slechts in twee „capsules séminales". — Stein 1) vond in alle conjugatietoestanden den nucleus slechts meer bolvormig en naar het scheen kleiner geworden. Na scheiding der syzygie ontwikkelen zich uit hem, zoo meent Stein, slechts drie rondachtige lichamen, waarvan soms één veel kleiner is dan de beide anderen. Soms vond hij slechts twee nagenoeg gelijk groote dergelijke „kiembollen." De nucleolus was meestal in vier „Samenkapseln" uiteengevallen.

Ik vond, evenals door Bütschli en door mij zelven bij P. aurelia reeds was waargenomen, het verloop der verschijnselen niet in alle conjugatie-epidemieën van P. bursaria gelijk. Zoo toonden gedurende eene epidemie van Augustus en September 1861 de onderzochte syzygien, in overeenstemming met de gevallen van Stein, den nucleus normaal of slechts meer bolvormig, schijnbaar soms ook grooter geworden 2). Naast hem lagen óf één, meestal zeer vergroote nucleolus, of twee of vier nucleoli met overlangs gestreepten inhoud.

Rijkere en ten deele andere resultaten leverde eene epidemie van April 1864. Gedurende deze nam ik de

1) l. c. II. blz. 91.

2) In vele gevallen waren de nuclei der syzygien als gevuld met 0.0015 — 0.003 mm. groote bolletjes van iets sterker lichtbrekend vermogen als de verbindende tusschenstof. Dezelfde bouw werd ook bij nuclei van gewone individu's waargenomen. — Gedurende andere epidemieën waren alle nuclei schijnbaar volkomen homogeen: een bewijs, dat aan de al of niet tegenwoordigheid van dergelijke elementen uit een physiologisch oogpunt niet veel beteekenis mag gehecht worden.

volgende syzygien waar, die ik wederom in een naar ik meen natuurlijke volgorde kort karakteriseer:

1) Nucleus vergroot, nagenoeg bolvormig, op twee plaatsen een weinig ingesnoerd. Nucleolus een ellipsoidisch blaasje met een schijnbaar in korte dunne staafjes gesplitsten inhoud.

2) Nucleus in een klein getal gewondene, dicht opééngehoopte strengen gesplitst. Daarnaast drie of vier sterk lichtbrekende bolletjes van 0.005—0.008 mm. Twee ellipsoidische overlangs gestreepte nucleoli van circa 0.015 mm.

3) Nucleus gesplitst in onregelmatig gebogen ook wel vertakte strengen van 0.008—0.03 mm. l. en circa 0.006 mm. br., die verder dan in 2 uit elkander liggen. Vier nucleoli met vezelachtigen inhoud: drie daarvan in de achterste helft van het lichaam verspreid, één iets voor de mondopening half in het eene half in het ander individu, zich overkruisende met de correspondeerende van het ander individu, beiden dus schijnbaar op het punt, om met elkander te wisselen.

4) In plaats van den nucleus een hoop van misschien 40—70 bolvormige of ovale elementen van 0.002—0.004 mm. l. — Dicht er om heen vier nucleoli van 0.01 mm., met overlangs gestreepten inhoud. Buitendien in één geval in het éene individu drie vrij sterk lichtbrekende bollen van 0.005—0.008 mm., in het andere één dergelijke van 0.005 mm.; in een ander geval slechts in één der beide individus een dergelijk bolletje van 0.004 mm.

Gevallen als 4, maar zonder grootere sterker lichtbrekende bolletjes, nam ik dikwijls gedurende een epidemie van December 1861 waar. In plaats van vier werden er toen bij een dergelijke syzygie slechts drie onderling niet merkbaar verschillende nucleoli in ieder individu waargenomen.

Naast de syzygien kwamen er vrije individus voor, zonder nucleoli. Éen er van bevatte circa 30—50 kleine (0.003 mm.) en vier grootere (0.005—0.007) bolvormige elementen, een ander twee bollen van 0.005 en 0.007 mm., één kleine van 0.004 mm., één groote ovale van 0.02 mm. l. en een slechts 0.008 mm. lang en 0.003 mm. breed lichaam tevens van nucleusachtige zelfstandigheid; weder een ander individu slechts 2 bollen van 0.015 mm., elk van deze met een centraal kernachtig lichaam van 0.005 mm. — Tot de laatste kategorie van gevallen van naar mijne meening reeds ver gevorderde reconstructie van den nucleus behooren blijkbaar ook de boven vermelde door Stein waargenomen toestanden.

Verdere bevestiging onzer voorstelling leverden waarnemingen, gedaan in Maart en April 1862 op Paramaecium ambiguum, een nieuwe soort, waarvan ik vroeger 1) de meest gewichtige kenmerken kort opgegeven heb. Ik vond hier de volgende syzygien.

1) Nucleus en nucleolus normaal. De eerste zwak niervormig, 0.03 mm. l., 0.02 br., de tweede een bolletje van 0.005 mm.

2) Nucleus en vooral nucleolus zeer vergroot, de laatste zwakker lichtbrekend. Nucleus in twee gevallen nagenoeg bolvormig, in twee anderen meer langwerpig.

3) Nucleus als in 2, met een of twee diepe, onregelmatige insnoeringen. Nucleolus peervormig of langgestrekt ellipsoidisch (0.025—0.04 mm. l.) met vezelachtigen inhoud.

4) Nucleus in 20 tot 25 langwerpige fragmenten van circa 0.01 mm. lengte gesplitst, daarnaast drie sterk lichtbrekende bolletjes van circa 0.0075 mm. Twee peer-

---

1) Zeitschr. f. wiss. Zoöl. Bd. XI. blz. 349.

vormige nucleoli met overlangs gestreepten inhoud, door een circa 0.08 mm. lange uiterst dunne gebogene streng (vlies) met elkander verbonden.

5) Nucleus nagenoeg als in 4, de fragmenten allen meer bolvormig, vier ovale onduidelijk gestreepte nucleoli van 0.017 mm. lengte.

B. Stylonychia pustulata, histrio en verwante soorten.

Bij alle soorten van het geslacht Stylonychia komen tweederlei processen van conjugatie voor, die, bepaaldelijk ook wat de metamorphosen der nuclei aangaat, totaal van elkander verschillen 1). Beide heb ik op geïsoleerde exemplaren van Stylonychia pustulata, mytilus en histrio rechtstreeks door alle stadia gevolgd en in mijnen vroegeren arbeid vrij uitvoerig, vooral wat de metamorphosen van den lichaamsvorm en het trilhaarstelsel betreft, beschreven en afgebeeld 2). De éene, die wij

1) Stein (Organismus etc. II. blz. 120) houdt deze onderscheiding van twee principiëel verschillende vormen van conjugatie (copulatie en conjugatie) voor niet gemotiveerd, aangezien er volgens hem een allengsche overgang tusschen beide vormen bestaat. Ik wil de mogelijkheid hiervan niet ontkennen. De feiten intusschen, waaruit Stein het bestaan van een dergelijken overgang afleidt, betreffen slechts uitwendige momenten, nl. het meer of minder uitwendig vergroeid zijn der beide individus. De in beide gevallen zoo totaal verschillende wijzigingen der nuclei en nucleoli worden door Stein volstrekt niet mede in rekening gebracht. — Ook heeft Stein blijkbaar nooit volkomen copulatie waargenomen: op den hoogsten graad van vereeniging, door hem beschreven (blz. 70–71), was de samenstelling der syzygie uit twee individus althans in het trilhaarbekleedsel nog duidelijk uitgesproken.

2) l. c. blz. 353. vlg. Taf. XXVIII. Fig. 12—20. Taf. XIX. Fig. 4–6.

als „copulatie" van de andere, de „conjugatie" willen onderscheiden, is daardoor gekenmerkt, dat de beide individus tot één enkel dier samensmelten, dat in bouw van een gewoon exemplaar derzelfde soort niet merkbaar verschilt. Belangrijk is, dat hierbij de kernen, zonder overigens merkbare veranderingen te vertoonen, rechtstreeks samensmelten, en wel vereenigen zich eerst de twee voorste nuclei, daarna de beide achterste onderling tot één bol. Die twee bollen smelten tot één langwerpig lichaam samen, dat zich rechtstreeks in twee met gewone nuclei overeenstemmende helften verdeelt. Ook de correspondeerende nucleoli der twee individus smelten, zonder overigens merkbare veranderingen te ondergaan, inéén. Of zij zich later evenals de nucleus nog tot één lichaam vereenigen, dat zich daarna eerst in de twee blijvende nucleoli splitst, durf ik niet te zeggen.

Het uit de copulatie resulteerend individu verhoudt zich verder schijnbaar als een gewoon exemplaar, ook daarin, dat het zich later door gewone dwarse verdeeling vermenigvuldigt. Meermalen heb ik dergelijke individus, na isolatie, tot in de derde generatie gevolgd, zonder ooit een ongewoon verschijnsel daaraan bespeurd te hebben. Bepaaldelijk komen er nooit uit copulatie de merkwaardige, door het bezit van een „placenta" (Stein) gekenmerkte vormen te voorschijn, die zich steeds uit de gewone conjugatie toestanden ontwikkelen.

Klaarblijkelijk ontbreekt dus iedere grond, om de copulatie als voorbereiding tot een geslachtelijke voortplanting te beschouwen.

De conjugatie is uitwendig daardoor gekarakteriseerd, dat de beide individus slechts gedeeltelijk (meestal slechts met de voorste lichaamshelften) en voor korten

tijd samensmelten. Terwijl ze samenhangen, ontwikkelt zich uit ieder helft der syzygie een geheel nieuw individu op tamelijk analoge wijze als waarop zich bij de gewone dwarsche verdeeling het achterste individu uit de achterhelft van het oorspronkelijke dier ontwikkelt. — Aangaande de veranderingen van de nuclei en nucleoli staat vast, dat nog vóór het uitéèngaan der syzygie de twee nuclei van elk individu zich in twee helften verdeelen en de nucleoli zich tot hoogstens vier groote heldere blaasjes met vezelachtigen inhoud ontwikkelen; verder, dat eenigen tijd na de scheiding der syzygie de nucleoli verdwenen zijn en in plaats van de vier nucleus-segmenten een groot, ovaal, zeer doorschijnend lichaam (placenta Stein) in het centrum van ieder individu gevonden wordt, omgeven van tallooze zeer kleine sterk lichtbrekende korreltjes, tusschen welke meestal enkele grootere sterk lichtbrekende bolletjes („eieren" Balbiani, „kiembollen" Stein) doorschemeren. Eindelijk staat vast, dat de placenta later door verdeeling de twee blijvende nuclei van het nieuwe individu levert.

De interpretatie dezer feiten door Stein en Balbiani is, naar men weet, een zeer verschillende. Volgens Balbiani 1), die vooral St. mytilus onderzocht, gaan de vier lichamen, die door verdeeling van de twee oorspronkelijke nuclei ontstaan, rechtstreeks, maar onder volumenvermindering en verdichting, in de lichte bolletjes over, die later, volgens hem steeds vier in getal, naast de placenta gevonden worden. Deze bolletjes houdt hij voor eieren, die, na door de „spermatozoa" uit de nucleoli bevrucht te zijn, zouden gelegd worden. De placenta laat hij door totale nieuwvorming ontstaan. — Stein 2)

1) Recherches etc. blz. 83, blz. 102 vlg. Pl. VIII. Fig. 3—6.
2) l. c. II. blz. 86.

vermoedt, dat de vier nucleus-segmenten, na bevruchting door de „spermatozoa," zich rechtstreeks tot de placenta vereenigen, die dan een grooter of geringer aantal van „kiembollen" zoude „uitscheiden" en eindelijk door verdeeling de twee blijvende nuclei leveren. De kiembollen ontwikkelen zich, zoo meent hij, bij St. mytilus rechtstreeks tot de vroeger besproken „embryonaalbollen," bij St. pustulata en histrio worden ze, waarschijnlijk door den anus, naar buiten ontlast, ten einde in de buitenwereld tot verdere ontwikkeling te komen.

Mijne eigene waarnemingen leiden tot geheel andere voorstellingen. Ik volgde geïsoleerde, in de vochtige kamer bewaarde syzygien van Styl. pustulata en histrio eenige dagen lang en zag daarbij het volgende gebeuren.

Nadat de nuclei, eerst de vordere, daarna de achtere, zich hadden verdeeld, werden ze allengs merkbaar zwakker lichtbrekend en onttrokken zich ten slotte, snel vooral de voorste, geheel en al aan de waarneming. Het aantal der kleine sterk lichtbrekende kogeltjes en korreltjes, die altijd in het endoplasma der Stylonychien bevat zijn, begon gelijktijdig aanzienlijk te vermeerderen. Doch was de hierdoor teweeg gebrachte grootere ondoorschijnendheid van het dier, naar mij voorkwam, niet voldoende, om het onzichtbaar worden der nucleus-segmenten te verklaren. Spoedig daarna, soms vóór, hoogstens eenige uren ná het uiteengaan der syzygie kwam, ongeveer in het midden van het lichaam, een zeer zwak lichtbrekend homogeen, aanvankelijk zeer klein (0.008 mm. en minder), maar spoedig in omvang toenemend, bolvormig of ovaal lichaam te voorschijn, de jonge „placenta." Van nucleoli en nucleus-segmenten kon ik op dien tijd ook na toevoeging van azijnzuur niets meer met zekerheid waarnemen.

Kort na de placenta, soms nagenoeg gelijktijdig of zelfs vroeger, verschenen op één of meerdere plaatsen lichte sterk lichtbrekende bolletjes, van verschillende, maar aanvankelijk steeds geringe grootte. Zij schenen soms grooter te worden en er kwamen ook nieuwen bij. In enkele gevallen waren er ten slotte 5 tot 7 van 0.007—0.012 mm. en eenige kleinere, niet met zekerheid van andere korreltjes van het endoplasma te onderscheiden bolletjes voorhanden. Hun aantal en rangschikking verschilden gewoonlijk in de beide individus. Allengs verdwenen ze weder, meestal vermoedelijk door den anus. Althans zag ik ze bij twee exemplaren van Stylonychia histrio door den anus ontlast worden, en wel kort na toevoeging van een weinig gedistilleerd water tot den door verdampen eenigszins geconcentreerd geworden droppel. Misschien heeft het zuiver water een purgeerende uitwerking. De ontlasting geschiedde vrij snel: in het éene geval b. v. bewoog zich een bol van 0.01 mm. binnen eene minuut van voren naar achteren langs de rugzijde, midden over de 0.04 mm. groote placenta, naar den aars toe. Hier bleef hij een minuut lang liggen en werd dan tegelijk met een ander, ongeveer van gelijke grootte, twee kleinere (van 0.004 mm.) derzelfde soort en eenige zeer kleine korreltjes uitgestooten. Analoog in het ander geval. De dieren gedroegen zich verder op normale wijze 1). De uitgestooten „kiembollen" vertoonden zich als niet volkomen sphaerische, iets hoekige, structuurlooze lichamen van uiterst sterk lichtbrekend vermogen, ongeveer als lecithinebolletjes. Nog na vele uren werden ze geheel onveranderd

1) Het éene er van was op den volgenden dag van een gewoon individu niet te onderscheiden. Het andere werd zes uren later bij onderzoek der chemische reacties der „kiembollen" gedood.

gevonden. Hyperosmiumzuur van 2½ % deed binnen vijf minuten noch hnnne kleur noch hunnen vorm veranderen. Na het uitwasschen van dit zuur met veel gedestilleerd water bracht azijnzuur van 10% eerst een duidelijke troebelheid er in voort, die bij toevoeging van meer azijnzuur allengs verdween, terwijl de lichaampjes allengs zwakker lichtbrekend werden, zonder toch veel op te zwellen. Van een „kiemblaasje" kwam niets te voorschijn. In sterke potassa losten ze allengs op, de kleine zoowel als de groote.

In eenige gevallen schenen enkele der „kiembollen" binnen het lichaam der Stylonychia opgelost (verteerd ?) te worden. Althans werden er in hunne plaats na eenigen tijd (een tot twee uren) zeer zwak lichtbrekende kogeltjes of blaasjes van ongeveer dezelfde grootte gevonden. Dergelijke lichte blaasjes (van 0.005 — 0.01 mm.) zag ik ook meermalen in de omgeving der placenta in het endoplasma van St. histrio opkomen, zonder dat er sterk lichtbrekende bolletjes vooraf aanwezig waren. Ze werden later door den anus ontlast, en barstten, na opzwelling tot groote dunne blaasjes, binnen eenige minuten.

De sterk lichtbrekende bollen waren soms reeds zes uren na het uitééngaan der syzygië verdwenen, terwijl de placenta nog klein was, soms eerst na een tot twee dagen. Eens was een dergelijk bolletje nog voorhanden, nadat de Stylonychia reeds weder tot den gewonen vorm teruggekeerd was.

De placenta bereikte gewoonlijk binnen zes tot twaalf uren na het uiteengaan der beide individus, zonder van vorm en overige eigenschappen noemenswaard veranderd te zijn, hare maximale grootte. Deze verschilde, al naar de grootte van het individu, van 0.015 — 0.04 mm. Ongeveer twaalf tot vierentwintig uren lang bleef nu alles

schijnbaar onveranderd. Toen verdeelde zich de placenta in twee bolletjes die na eenigen tijd (ongeveer vier tot acht uren) ligging, vorm en uitzien der gewone nuclei hadden herkregen. Naast deze schemerden, wederom uren later, de nucleoli op de gewone wijze door.

Tot hiertoe duurde het geheele proces (van het begin der conjugatië af gerekend) 1½ tot 2½ dag. Na herstelling der nuclei en nucleoli, waarbij tevens adorale spiraal, peristoom en mond zich geregenereerd hadden, verhielden zich de dieren verder als gewone individus. Meermalen begonnen ze reeds na eenige uren zich op de normale wijze door dwarse verdeeling te vermenigvuldigen. Eens werd copulatie van twee met groote placenta voorziene exemplaren van St. pustulata waargenomen. Na eenige uren waren de beide lichamen bijna geheel, en de placentae volkomen, zonder verdere wijzigingen, tot een enkel lichaam ineengesmolten.

De hier medegedeelde waarnemingen, hoe onvolkomen ook in velerlei opzicht, leeren vooreerst, dat de vier nucleussegmenten niet zooals Balbiani beweert, identisch met de latere „eieren" zijn 1), evenmin echter, dat, zooals Stein wil, zij zich rechtstreeks tot placenta vereenigen.

Aangaande de „kiembollen" of „eieren" kan er, naar ik meen, geen twijfel over zijn, dat ze niet als kiemen mogen beschouwd worden. Hunne morphologische, physische en chemische eigenschappen wijken geheel en al af van die aller bekende dierlijke of plantaardige kiemen en pleiten veeleer, evenals de wijze van ontlasting en hunne verder totaal indifferente verhouding, voor hunne faecale natuur.

---

1) Stein heeft dit trouwens reeds voldoende wederlegd (l. c. Zweite Abth. blz. 85)

Eenen belangrijken steun voor deze opvatting vind ik in het feit, dat identische lichamen, identisch zoowel wat grootte en vorm als wat physische en chemische reacties aangaat, zeer dikwijls in gewone individus van St. histrio, pustulata en mytilus 1) gevonden worden, zonder dat er vóór, gedurende of ná dien tijd conjugatie voorkomt. Vooral wanneer het water, waarin de dieren leven, zeer arm is aan groene plantendeelen, ontmoet men deze toestanden vrij regelmatig. Het endoplasma bevat dan ook, evenals na conjugatie, tallooze zeer kleine sterk lichtbrekende bolletjes en korreltjes, waarvan velen, evenals de „kiembollen'', in sterk azijnzuur en kali causticum oplossen. In beide gevallen vindt men overgangen van de kleinste dier elementen tot de groote „kiembollen". De laatstgenoemde kunnen dus onmogelijk eene specifieke beteekenis en het allerminst die van kiemen hebben. — Omtrent de wijze waarop ze in het endoplasma ontstaan, durf ik nog niet te oordeelen. Genoeg, dat ze geen splitssingsproducten van den nucleus en geen kiemen zijn.

Aangaande de wijzigingen der nuclei gedurende de conjugatie leeren onze waarnemingen, dat ze zich in kleinere segmenten verdeelen en daarbij veel zwakker lichtbrekend, dus vermoedelijk veel waterrijker worden. De kern-segmenten schijnen geheel en al te verdwijnen. In hunne plaats (misschien uit één er van) ontwikkelt zich, wellicht tengevolge van een van de nucleoli uitgaande werking (bevruchting), de placenta, die aanvankelijk snel, later langzamer groeit en eindelijk door verdeeling twee bollen levert, die zich onder herstelling der oude physische en chemische structuur, in de blijvende nuclei transformeeren.

1) Ook van andere Oxytrichinen en van Euplotes.

Het proces, in zooverre het de kernen betreft, komt dus in beginsel even als bij Paramaecium daarop neder, dat de nuclei, onder belangrijke wijziging van hunne chemische structuur, zich in kleinere elementen splitsen en op nieuw opgebouwd worden. Even als bij Paramaecium schijnt aan den wederopbouw het verdwijnen der nucleoli te moeten voorafgaan. Of er een uitwisseling der nucleoli plaats heeft, is nog niet te zeggen, maar dient voor zeer waarschijnlijk gehouden te worden.

Behalve bij Stylonychia pustulata en histrio heb ik ook bij St. mytilus en Pleurotricha lanceolata feiten gevonden, die voor de hier gegeven voorstelling van de beteekenis der „kiembollen" en van het uitéénvallen en de reconstructie van de nuclei spreken. Bij verschillende exemplaren dier soorten, die nog slechts een zeer kleine placenta, nauwelijks van het volumen van een nucleus, maar geen sterk lichtbrekende bollen bezaten, waren na behandeling met azijnzuur geen sporen der oude kern-segmenten te vinden. Bij eenige geïsoleerde exemplaren derzelfde soorten werd het groeien der placenta van uur tot uur, tevens het optreden van kleine lichte bollen (2 tot 6) op van de placenta verwijderde plaatsen, eindelijk de verdeeling der ontwikkelde placenta in de twee blijvende nuclei rechtstreeks geconstateerd.

In de hoofdzaak op gelijke wijze als bij Stylonychia, doch met eenige afwijking, verloopen ook de verschijnselen bij Euplotes charon. Hier verdeelt zich eerst, soms binnen een half uur na de vereeniging der beide individus, de nucleolus, zonder zich vooraf veel vergroot te hebben, in twee gelijke helften, die zich spoedig tot groote ellipsoidische blaasjes met overlangs gestreepten

inhoud ontwikkelen. Terwijl het laatste geschiedt, trekt zich de nucleus tot een kortere, breede en dikke, overlangs in de linker helft van het dier liggende streng samen 1), die zich daarop in een voorste, in den regel zeer veel grootere, nagenoeg peervormige en een kleinere achterste, bolvormige helft splitst. Gedurende deze veranderingen is hij allengs volumineuser en zwakker lichtbrekend, blijkbaar waterrijker geworden. Het voorste nucleussegment of wel beide (soms slechts het achterste?) verdwijnen nu spoedig. Ik nam dan na behandeling met azijnzuur nog slechts een klein vormloos hoopje van zeer bleeke korreltjes (van hoogstens 0.005 mm.) in de plaats er van waar.

Omstreeks dezen tijd gaan de dieren uit elkander. Ze zijn dan midden op weg, om zich op de boven bij Stylonychia vermelde en vroeger 2) uitvoerig door mij beschreven wijze ook uitwendig tot nieuwe individus te organiseeren. Doodde ik de dieren onmiddellijk ná het uitéén̄gaan, dan vond ik van de nucleoli geen overblijfselen meer. — Zeer spoedig begint nu, gewoonlijk midden in het lichaam of iets naar voren, soms meer achter en links, de placenta zich te ontwikkelen, als een aanvankelijk zeer klein, uiterst doorschijnend, zwak lichtbrekend bolletje, dat vrij snel — binnen 6 tot 10 uren — zijne definitieve grootte (0.02—0.035 mm.) nagenoeg bereikt heeft 3) en dan één tot twee dagen, ook wel nog iets

1) Dergelijke toestanden beschrijft ook Stein, Organism. etc. Zweite Abth. bl. 87. Evenwel miste hij hier de nucleoli, die ik zelfs ná splitsing van den nucleus in twee helften nog verscheidene malen zeker geconstateerd heb.

2) Zeitschr. f. wiss. Zoöl. Bd. XI., blz. 352. Taf. XXVIII. Fig. 6. vlg.

3) In deze phase vond ik dikwijls achter links in het lichaam nog een onregelmatig gevormd, soms zeer onduidelijk begrenst, vrij zwak lichtbrekend nucleusachtig lichaam, vermoedelijk het

langer, schijnbaar onveranderd blijft bestaan. Soms treden behalve de placenta geen andere elementen op. In eenige gevallen ontwikkelden zich naast haar, en tamelijk gelijktijdig, nog één of twee soortgelijke lichte bollen, die zich later met haar schijnen te vereenigen 1). Althans werd later in plaats van twee of drie slechts ééne, veel grootere, placenta gevonden. Van de genoemde lichte bollen moet men onderscheiden andere eveneens bolvormige en homogene, maar veel sterker lichtbrekende lichaampjes, die dikwijls spoedig na de placenta in het endoplasma zich ontwikkelen. Ze zijn blijkbaar homoloog met de „kiembollen" der Stylonychien. Soms telt men er 1 tot 4, hoogstens 6. Ze verschillen dikwijls onderling aanzienlijk in grootte. Hoogstens bereikten ze 0.011 mm. Later verdwijnen ze. In een geval zag ik er één tot na afloop der reconstructie van den nucleus voortbestaan. Er komen overgangen van deze tot de kleine sterk lichtbrekende korreltjes voor, die evenals bij Stylonychia het endoplasma in de omgeving der placenta ondoorschijnend plegen te maken.

Hoe de definitieve nucleus zich uit de placenta vormt, heb ik nog niet met zekerheid kunnen waarnemen. Bij geïsoleerde exemplaren zag ik de placenta allengs iets sterker lichtbrekend en, zoo scheen het althans, platter worden. Later werd zij meer en meer door de korreltjes van het

---

achterste nucleus-segment. Dergelijke vormen zijn reeds door Stein gezien. Organismus etc. Erste Abth., blz. 139 en Zweite Abth. blz 87.

1) Dergelijke toestanden, die ook Stein (l. c. blz. 87) voor oogen heeft gehad, hebben mij vroeger verleid aan te nemen, dat de placenta zich later in een tal van segmenten zoude splitsen. Ik heb sedert dien tijd herhaaldelijk de geheele ontwikkeling der placenta op geïsoleerde exemplaren stap voor stap gevolgd, maar nooit eenig teeken van splitsing er aan waargenomen.

endopiasma bedekt en daardoor moeilijker waarneembaar. Op den derden, soms op den vierden dag na het uiteenvallen der syzygie was weder een hoefijzervormige en ook overigens schijnbaar normale nucleus voorhanden 1). Zeker mag men, vooral ook op grond van de blijkbare homologie der placenta van Euplotes met die der Stylonychien, aannemen, dat de placenta zich in den nucleus transformeert.

Van ontwikkeling der placenta tot één embryonaalbol, of der lichte bollen, uit wier vereeniging ze in sommige gevallen schijnt te ontstaan, tot meerdere „embryonaalbollen'' kan natuurlijk geen spraak meer zijn. Evenmin blijkt de voorstelling van Balbiani 2), dat de nucleus van Euplotes gedurende de conjugatie door rechtstreeksche afsnoering twee „oeufs" zoude produceeren, met de waarheid overeen te stemmen. Hare onjuistheid is door Stein 3) buitendien reeds aangetoond. Van de zoogenoemde kiembollen geldt natuurlijk hetzelfde als van die der Stylonychien: het zijn excrement-massaas.

C. Conjugatie van Vorticella microstoma en Epistylis plicatilis. Hierbij Plaat VI.

Door de nauwkeurige navorschingen van Stein zijn niet alleen bij Vorticella, maar bij alle geslachten der

---

1) Bij een individu uit een der wateren, waarin een conjugatie-epidemie heerschte, waren de uiteinden van den een weinig korteren, overigens normalen nucleus sterk bolvormig verdikt, tevens zwakker lichtbrekend en in hun verhouden tegenover azijnzuur meer overeenstemmend met de placenta. Nabij ieder uiteinde was in het cylindrisch gedeelte der kern de gewone spleetvormige holte. Misschien was hier de reconstructie van den nucleus uit de placenta nog in gang.

2) l. c. blz. 83. Pl. VIII. Fig. 16.

3) l. c. blz. 88.

Vorticellinen zoowel de uitwendige verschijnselen van conjugatie als in 't bijzonder ook de wijzigingen, die de nuclei daarbij ondergaan, bekend geworden. Maar wij zagen reeds, dat de voorstellingen, tot welke Stein aangaande de veranderingen van den nucleus, na afloop der conjugatie, gekomen is, niet door ons kunnen gedeeld worden. Het verloop der verschijnselen, zooals hij het zich voorstelt, schetst Stein 1) als volgt: „Die Wirkung der Conjugation besteht in allen Fällen darin, dass aus den Nucleis der conjugirten Individuen eine grössere oder geringere Anzahl kleiner rundlicher Segmente hervorgeht; entweder zerfällt der Nucleus für sich in dergleichen Segmente (so ist es stets bei der knospenförmigen Conjugation) oder es verschmelzen zuvor erst die Nuclei in einen einzigen Nucleus, und dieser löst sich dann in Segmente auf. In dem aus der Conjugation resultirenden Individuum bilden die Nucleussegmente entweder ein loses Haufwerk (Vorticellen) oder sie schliessen sich zuletzt wieder zu einem einzigen Körper, der Placenta, zusammen (stockbildende Vorticellinen und Trichodinen). Im erstern Falle entwickeln sieh mehrere Nucleussegmente zu Keimkugeln, während die übrigen zur Herstellung eines neuen Nucleus verwendet werden; im letzteren Falle scheidet die Placenta die Keimkugeln aus und nimmt dann wieder die gewöhnliche Nucleusform an. Die Keimkugeln entwickeln sich in allen Fällen zu Embryonalkugeln, wenigstens sind letztere mit Sicherheit bei den Gattungen Vorticella, Carchesium, Zoothamnium, Epistylis und Trichodina nachgewiesen."

Het onhoudbare der laatste zinsnede, betreffende de ontwikkeling der kiembollen" tot „embryonaalbollen,"

1) Organismus etc. Zweite Abth., blz. 137.

hebben wij reeds boven, langs indirecten weg aangetoond 1).

Wij dienen nu nog rechtstreeks aan te toonen, wat de werkelijke beteekenis der zoogenaamde kiembollen is.

Tot beslissing van dit kardinale punt leverde mij, voor Vorticella microstoma, de boven reeds vermelde conjugatie-epidemie van in April en Mei l.l. voldoend materiëel. Ik beschrijf kort de voornaamste der gedurende die epidemie door mij waargenomen toestanden, zooveel mogelijk in de orde zooals ik meen, dat ze in één individu elkander plegen op te volgen 2). Z. ook Pl. VI. Fig. 1—10.

1). De knop heeft zich voor weinige minuten nabij de steel op de Vorticel gefixeerd. De achterste trilhaarkrans bestaat nog. Nucleus van den knop ovaal, 0.01 m.m. lang, die van het groote dier hoefijzervormig, ook overigens in alle opzichten naar het schijnt normaal. Fig. 1.

2). Reeds de helft van den knop is in de Vorticel opgenomen, beider endoplasma in breede communicatie. Onder in den knop drie kleine kernachtige lichamen: één ovaal van 0.01 m.m., twee bolvormig, van 0.003 mm. In het groote individu, in plaats van den nucleus, een nagenoeg hoefijzervormige groep van 8—10 0.003—0.005 m.m. groote bolletjes, die na behandeling met azijnzuur als vrij heldere blaasjes zich voordoen. Fig. 2.

---

1) Stein erkent zelve op verscheidene plaatsen, dat hij deze ontwikkeling slechts ondersteld, niet rechtstreeks waargenomen heeft.

2) Aangezien de veranderingen van den nucleus niet met voldoende nauwkeurigheid op het levende individu konden gevolgd worden, moesten de verschillende naast elkander voorkomende toestanden onderling en met de toestanden van zulke individu's vergeleken worden, die op bepaalde bekende tijden gedurende of ná de conjugatie gedood waren. Het laatste geschiedde door middel van azijnzuur-dampen in de vochtige kamer.

3). Knop nog slechts een konisch lichaam van ongeveer 0.015 m.m. lengte en 0.012 m.m. breedte (aan de basis). Zijn kern in vijf kleine bolletjes gesplitst, die reeds in het lichaam der groote Vorticel liggen. De nucleus van deze in 12--15 vrij zwak lichtbrekende, onregelmatig midden in het dier verspreide blaasjes gesplitst.

4) Knop tot een smal cilindrisch bleek uitsteeksel van c.a. 0.01 m.m. lengte en 0.003 m.m. breedte gereduceerd. In de groote Vorticel een onregelmatige hoop van c.a. 20 zwak lichtbrekende blaasjes en bolletjes van 0.002—0.004 m.m., enkelen in de nabijheid der plaats waar de knop zat. Fig. 3.

5). Niets meer van een knop te bespeuren. In de Vorticel een onregelmatige hoop van 20—25 uiterst bleeke blaasjes en korreltjes van 0.0015—0.003 m.m. Velen er van zijn zoo onduidelijk begrensd, dat het geheel aantal niet met zekerheid te bepalen is. Men verkrijgt den indruk, alsof vele op het punt staan om op te lossen. Fig. 4.

6). Evenals 5, met dit verschil evenwel, dat de meeste bolletjes iets grooter (0.002—0.003 m.m), scherper begrensd en enkelen ook iets sterker lichtbrekend zijn. Eenigen, 5—7, bereiken zelfs 0.004—0.005 m.m. en vertoonen na inwerking van azijnzuur zich niet als blaasjes, maar als homogene, vrij sterk lichtbrekende, door een smallen helderen ring omgeven bolletjes. Tusschen deze groote en de kleine soort komen talrijke overgangen voor. Tijd: ongeveer vier tot zes uren na de conjugatie. Fig. 5.

7) Verschilt van 6, doordat er slechts vier of drie groote bollen voorhanden zijn. Deze meten 0.005—0.006. Ook de gemiddelde grootte der kleine elementen is iets aanzienlijker dan in het vorige geval (ca. 0.003 m.m.). Enkele bolletjes vormen een overgang tusschen de beide uiterste soorten. Fig. 6.

8). Twee groote ovale sterk lichtbrekende, kern-achtige, van een lichten hof omgeven lichamen van 0.006—0.007 m.m., daarnaast 2—4 kleinere, onregelmatig bolvormige, minder sterk lichtbrekende van 0.003—0.005 m.m., en buitendien 6—8 nog kleinere en bleekere elementen. — In eenige individus was een der beide groote lichaampjes in het midden ingesnoerd, alsof het zooeven door samensmelten van twee kleine bollen ware ontstaan. — In een ander lagen twee zwak niervormig gebogen nucleusachtige lichaampjes van 0.006—0.008 m.m., daarnaast acht kleine, ovale of rondachtige, bleekere, van 0.003—0.004 m.m. Tijd: ongeveer een halven dag na de conjugatie. Fig. 7 en 8.

9). Een enkel niervormig of zwak hoefijzervormig gebogen nucleusachtig lichaam, 0.01—0.02 m.m. lang, 0.005—0.007 m.m. breed, midden in het lichaam, de concaviteit er van meestal naar voren gericht. Daarnaast 4 tot 7, — in een bijzonder groot exemplaar 9, ovale of meer bolvormige kleinere, van 0.002—0.004 m.m., en geringer, evenwel vrij sterk lichtbrekend vermogen. Tijd: omstreeks begin van den tweeden dag. Fig. 9 en 10.

10). Een hoefijzervormige nucleus van ca. 0.022 mm. lengte en 0.006 mm. breedte, daarnaast een enkel iets minder sterk lichtbrekend bolletje van 0.003 mm.

11). Een normale nucleus. — Tijd: tweede of derde dag.

Op grond der hier beschrevene onafgebrokene vormenreeks dient men zich het verloop der verschijnselen op de volgende wijze voor te stellen.

Beide individus vereenigen zich: zoodra ze begonnen zijn te vergroeien, splitst zich de nucleus van beide in telkens kleinere en zwakker lichtbrekende segmenten, die zich ten slotte in het vereenigde dier met elkander vermengen. Uit de zoo ontstane, gemeenschappelijke

massa ontwikkelen zich nagenoeg gelijktijdig zeer kleine, allengs in omvang en lichtbrekend vermogen toenemende elementen; enkele van deze — die daardoor tot de zoogenoemde kiembollen van Stein worden — vergrooten zich sneller dan de anderen, smelten onderling en met de kleineren samen, waardoor het geheele aantal meer en meer afneemt, totdat eindelijk door vereeniging der laatste de gewone nucleus weder gevormd is.

Bij Epistylis plicatilis verloopen de verschijnselen over het algemeen op dezelfde wijze. Wegens de veel aanzienlijkere grootte van dit dier is de waarneming hier veel gemakkelijker en kan in sommige richtingen dieper doordringen. Ik onderzocht in den afgeloopen zomer verscheidene groote conjugatie-epidemieën op machtige, tot 4 mm. hooge, Paludina vivipara bedekkende stokken. De ontwikkeling der mikrogonidien, hun vrij worden, rondzwerven en eindelijk volgende fixatie, evenals het geheele verdere verloop der conjugatie werden hier eenige malen op geïsoleerde stokken in de vochtige kamer nauwkeurig nagegaan. De oorspronkelijke groote stokken, die vele honderde van individus droegen, werden vooreerst onder het enkelvoudig mikroskoop in kleine, van ongeveer 10—20 dieren, gesplitst, en deze boompjes nu, afzonderlijk of meerdere tegelijk in eenen droppel, verder onderzocht. Langs dien weg werden ook duur en opeenvolging der afzonderlijke verschijnselen nauwkeurig bepaald.

Opmerkelijk was in de eerste plaats, dat er niet op alle vertakkingen van denzelfden stok gelijktijdig vorming van mikrogonidien plaats greep. Zij begon soms aan eenen kant van het boompje en breidde zich van daar allengs zijdelings uit. In overeenstemming hiermede verliepen ook de verdere verschijnselen ongelijktijdig in de

verschillende takgebieden van denzelfden boom. Steeds werden er rosetten van 4 mikrogonidien gevormd; zij zaten altijd een of meerdere lichaamslengten beneden de grootere individus, dus op kortere takken. Het totaal cijfer van alle achtereenvolgens op denzelfden stok geproduceerde microgonidien bereikte of overtrof dat der grootere individus van denzelfden boom 1).

Verder trok het zeer de aandacht, dat de mikrogonidien, die doorgaans slechts korten tijd (ongeveer ¼ tot ½ uur) schenen te zwermen, zich slechts op zoodanige individus fixeerden, beneden welke zich reeds mikrogonidien hadden ontwikkeld. Ze versmaadden naar het scheen alle individus, zoowel van dezelfde als van andere stokken, die niet reeds rosetten hadden geleverd.

In overeenstemming met de aangevoerde feiten vertoonde een grooter boompje, omstreeks een of twee dagen na het verschijnen der eerste mikrogonidien, ongeveer het volgende beeld. Aan den eenen kant er van waren bijna alle grootere individus in ten deele ver gevorderde knopvormige conjugatie begrepen. Beneden hen kwamen geene of slechts weinig mikrogonidien, wel echter vele door de rosetten verlaten takken voor. Aan den tegenovergestelden kant van den stok was de vorming der mikrogonidien nog niet of eerst even begonnen en ontbraken knopvormige conjugatie-toestanden. In het midden van den stok had een allengsche overgang tusschen de beide uitersten plaats: hier zaten vele mikrogonidien, in alle phasen van ontwikkeling en niet weinig grootere individus met knoppen in conjugatie. — Overal tusschen de takken van den stok,

---

1) Deze verhouding vond ik ook gedurende eenige conjugatie-epidemieën bij Carchesium polypinum. Vergelijke daarentegen Stein l. c. Zweite Abth. Blz. 136.

soms hier, soms daar lichaam of steel der vastzittende dieren als het ware betastend en met boorende bewegingen er op heen en weder glijdend, zwermden mikrogonidien rond, in vorm op lage, boven breed afgeknotte kegels gelijkend. Ze fixeerden zich ten slotte, bijna zonder uitzondering, een weinig vóór het midden van een der grootere individus. Onder eenige honderd van gevallen zag ik er slechts twee, waar twee knoppen in plaats van een enkelen op één dier zaten.

Wijzigingen der nuclei (Z. Fig. 11—19) ontwikkelden zich eerst, nadat de cuticulae beider individus op de plaats van vergroeien was begonnen te verdwijnen. Meermalen was dit reeds binnen het eerste halve uur na fixatie van het mikrogonidium het geval. De dikke korte, hoefijzervormige nucleus van den knop splitst zich vooreerst in twee of drie, dikwijls in grootte zeer verschillende stukken, deze verder, en wel tamelijk snel, misschien gedurende een half uur, in telkens kleinere elementen. Ten slotte vond ik 12 tot 18, na behandeling met azijnzure dampen tamelijk sterk lichbrekende homogene bolletjes van 0.002—0.0035 mm. — Gelijktijdig is de nucleus van het groote individu eerst langer en smaller geworden, heeft zich ook wel van het eene uiteinde uit een stuk ver in overlangsche richting gesplitst en is daarna in een klein aantal stukken, dikwijls van zeer ongelijke grootte, uiteéngevallen, en door verdere splitsing van dezen ten slotte in ongeveer 30 tot 35 bolletjes van dezelfde grootte en denzelfden aard als die van den knop. Ondertusschen is de communicatie tusschen beide individus breeder en volkomener geworden: de grens tusschen beider endoplasma, ook ná resorptie der cuticulae nog eenigen tijd zichtbaar, is verdwenen. Allengs treedt de inhoud van den knop in het grooter individu over; de

nucleus-fragmenten van beide vermengen zich en vormen spoedig een enkelen, onregelmatig begrensden hoop. De daarbij reeds sterk ineengekrompen en dwars geplooide rest van den knop wordt nu allengs kleiner en kleiner, waarbij hij zich soms als met kleine stekeltjes bezet. Zes tot tien uren na het begin der conjugatie placht hij volkomen verdwenen te zijn.

Ongeveer een halven tot anderhalven dag blijft nu de toestand schijnbaar onveranderd. Slechts worden de nucleus-fragmenten in het begin nog iets bleeker en misschien ook talrijker en kleiner. Daarna begint de regeneratie van den nucleus, doordien zich in de plaats (door ineensmelten?) van de oude nucleus-fragmenten grootere bolletjes gaan vormen, waarvan enkelen — het getal is niet constant, meestal vier tot zeven — sneller dan de anderen groeien, naar het schijnt door met de kleinere bolletjes inéén te smelten: het aantal van deze vermindert althans allengs. Daarna nemen ook de grootere bollen („kiembollen") in getal af: ze vereenigen zich tot vier, drie, twee, ovale of niervormige nucleusachtige stukken, deze eindelijk tot een enkelen nucleus, die aanvankelijk nog door minder regelmatigen vorm en een weinig meer aborale ligging van den latere normalen nucleus afwijkt. De hereeniging verloopt ten slotte tamelijk snel: men dient dit daaruit af te leiden, dat tusschen talrijke latere en vroegere stadia in denzelfden droppel gelijktijdig telkens slechts weinig overgangsvormen worden gevonden.

Gedurende de reconstructie van den nucleus bleven de dieren dikwijls met uitgestrekt trilorgaan op hunne stelen zitten; niet zeldzaam echter gebeurde het ook, dat ze zich, spoedig na afloop der conjugatie, op de gewone wijze los maakten en korteren of langeren tijd rondzwierven. Vele zetteden zich later op andere plaatsen van den droppel

vast, soms in groepen, en begonnen stelen uit te scheiden. Een tot twee dagen later, soms ook reeds vóór het einde der conjugatie, waren de dieren onder sterke vermagering, blijkbaar tengevolge van gebrek aan voedsel, te grond gegaan, zonder nog eenig opmerkenswaardig verschijnsel te hebben aangeboden. Ze bezaten dan weder den gewonen nucleus. Dieren met een „placenta", zooals door Stein worden beschreven, kwamen niet voor, evenmin exemplaren met „embryonaalbollen."

Bij Epistylis, evenals bij Vorticella, dienen dus als de voornaamste gevolgen der conjugatie te worden genoemd: het totaal inéénsmelten van beide individus tot een enkel; uitéénvallen van beide nuclei in uiterst kleine fragmenten; regeneratie van een enkelen nucleus, na vermenging der fragmenten der beide oorspronkelijke nuclei. De zoogenoemde kiembollen zijn niets anders als stukken van nieuwgevormde nucleus-zelfstandigheid, die later tot den blijvenden nucleus inéénsmelten, hebben dus niet de beteekenis van kiemen. Ze zijn, naar men ziet, niet homoloog aan de „kiembollen" of „eieren" der Oxytrichinen en Euplotinen, maar wel aan die van Paramaecium.

6. Theoretische beschouwingen omtrent de beteekenis van het conjugatie-proces. Physiologische en morphologische beteekenis van nucleus en nucleolus. Verschillende vormen van geslachtelijke differentiatie der infusoria.

De feiten, in de laatste hoofdstukken medegedeeld, hoe onvolledig ze in vele opzichten ook mogen zijn, leiden toch tot een reeks van uitkomsten en beschouwingen van

algemeenen aard, die wij hier althans willen aanduiden, de nadere bevestiging en uitbreiding aan toekomstig onderzoek overlatende.

Als eerste dezer uitkomsten mogen wij de stelling uitspreken: de conjugatie der infusoria leidt niet tot een voortplanting door „eieren" of „embryonaal-bollen," maar tot een eigenaardig ontwikkelings-proces, bestaande in een reorganisatie of regeneratie der geconjugeerde dieren tot één (Vorticellina) of twee (zelden meer) nieuwe individus. Deze reorganisatie uit zich in alle gevallen bijzonder duidelijk in het uiteenvallen en den wederopbouw van den nucleus, doch beperkt ze zich vermoedelijk in geen geval tot deze, maar betreft ook het overige lichaam. De meest in 't oog loopende gevallen van totale reorganisatie, een ware verjonging van het lichaam, vindt men bij de Euplotinen en Oxytrichinen, bij welke gedurende de conjugatie, als het ware in de lijst van het oude, een geheel nieuw individu wordt aangelegd. Hier levert het oude individu het materiëel, waaruit, en tevens het terrein, waarop het nieuwe zich opbouwt. Hoogstwaarschijnlijk zal een nader onderzoek soortgelijke, wanneer ook meestal minder in het oog loopende wijzigingen van het overige lichaam bij de andere soorten doen kennen.

Het bestaan van dit reorganisatie- of verjongings-proces als gevolg der conjugatie maakt, naar mij dunkt, elk zoeken naar een ander, op voortplanting of ontwikkeling gericht doel der conjugatie geheel overbodig. Dit zal zoo aanstonds nog duidelijker blijken, wanneer wij de morphologische beteekenis van genoemd proces uit het standpunt der cellentheorie zullen hebben beschouwd. Wij hebben buitendien

bewezen, dat de uit de conjugatie te voorschijn komende individus ten slotte noch uitwendig noch inwendig op merkbare wijze van gewone, door verdeeling ontstane exemplaren derzelfde soort verschillen en zich ook evenals deze door verdeeling resp. knopvorming voortplanten. Er ontbreekt dus alle feitelijke grond, om ze voor individus te houden, die tot eene bijzondere wijze van voortplanting zouden voorbereid zijn. Welke beteekenis het reorganisatie-proces in ander opzicht misschien nog voor het individu en de soort moge hebben, kunnen wij voorloopig daarlaten. Zooveel mag men slechts vermoeden, dat er eenig voordeel voor de soort, met het oog op den strijd om het leven, mede zal verbonden zijn.

Onze onderzoekingen leerden verder, dat de nucleus noch bij conjugatie noch in eenig ander bekend geval de rol van een kiembereidend orgaan of van een kiem speelt, dus in physiologisch evenmin als in morphologisch opzicht kiemklier, ovarium of ei mag heeten. Noch hij zelve noch eenig deel er van is in staat, zich tot een zelfstandig physiologisch individu te ontwikkelen. Ook in dit opzicht verhoudt hij zich dus als het homologon van de celkern.

Men zoude evenwel verkeerd doen, hem in alle gevallen morphologisch en physiologisch met een geheele celkern gelijk te stellen. Blijkbaar is dat niet geoorloofd, daar waar naast den nucleus een nucleolus voorkomt. Hier heeft, volgens mijne meening, eene differentiatie der celkern plaats gegrepen, die als een geslachtelijke dient opgevat te worden. Niemand zal ontkennen, dat de wederzijdsche wisseling der nucleolus-segmenten gedurende de conjugatie en, als het zich bevestigen mocht, het feit, dat de wederopbouw van den nucleus het gevolg is eener van den nucleolus op de uiteengevallen massa van

den oorspronkelijken nucleus uitgaande werking — die dan als een soort van bevruchting zoude opgevat moeten worden — eindelijk, in verband hiermede, de eigenaardige, structuurveranderingen van den nucleolus gedurende de conjugatie, het recht geven, om in den nucleolus een mannelijk geslachtsorgaan 1) te zien: tegenover hem zoude dan de nucleus, die zich blijkbaar meer passief verhoudt, als vrouwelijk orgaan staan. Wij hebben dus hier een bijzonder interessant geval van verdeeling van den arbeid: het eerste zekere voorbeeld van eene duidelijke geslachtelijke differentiatie binnen een enkele cel of plastide, en wel uitgedrukt in eene anatomische differentiatie van de celkern. De infusoria, welke behalve een nucleus nog een nucleolus (of meerdere nucleoli) bezitten, (Euplotinen, Oxytrichinen, Paramaecium etc.) moeten op grond hiervan als hermaphroditen 2),

---

1) Ik meen hiermede natuurlijk niet, dat uitsluitend aan den nucleolus de rol van bevruchting zoude toekomen. Indien men door bevruchting den prikkel tot alle tengevolge der conjugatie afloopende eigenaardige ontwikkelings-verschijnselen verstaat, dient men buiten twijfel ook aan het protoplasma bevruchtende werking toe te schrijven. Want de eerste, zeer belangrijke, veranderingen (uitéénvallen der nuclei, nieuwvorming van het trilhaarstelsel bij Euplotinen en Oxytrichinen) beginnen reeds vóór wisseling en oplossing der nucleoli, en wel zoo vroeg, dat aan een van de nucleoli (of nuclei) uitgaande werking als oorzaak niet wel gedacht worden kan. De nucleolus schijnt rechtstreeks vooral voor den wederopbouw van den nucleus van beteekenis te zijn. Ten gevolge der vermenging van beide reconstrueert zich een nieuwe, geslachtelijk niet gedifferentieerde, dus aan een gewone celkern volkomen homologe nucleus (b. v. de placenta), die later zich weder in een mannelijk (nucleolus) en een vrouwelijk (nucleolus) gedeelte differentiëert.

2) Natuurlijk in geheel anderen zin als waarin dit woord het eerst door Balbiani werd gebezigd.

hunne conjugatie als een geslachtelijke vereeniging beschouwd worden. Nucleus plus nucleolus zijn hier homoloog aan de gewone celkern.

Vele soorten zijn blijvend hermaphroditen (o. a. Stylonychia, Euplotes, Paramaecium), anderen slechts tijdelijk, aldus Stentor, Spirostomum, Trachelius ovum, bij welke soorten volgens Balbiani omstreeks den tijd van de conjugatie de anders ontbrekende nucleoli ontstaan, waarschijnlijk rechtstreeks door afsnoering van den nucleus 1). Met het verdwijnen van den nucleolus, na afloop der conjugatie, keeren deze dieren in den geslachteloozen toestand terug, waarin dus hun nucleus aan een gewone celkern volkomen homoloog is.

Waar de nucleolus blijvend gemist wordt, zoude men a priori geneigd zijn, een blijvend geslachteloozen toestand te onderstellen, den nucleus dus voor blijvend homoloog aan de geslachtelooze celkern te houden. Voorbeelden hiervoor zouden o. a. ook de Vorticellinen leveren, van welke althans de meeste soorten nooit een nucleolus schijnen te bezitten 2). Blijkbaar echter heeft ook bij deze op bepaalde tijden een differentiatie plaats, die als een geslachtelijke, en wel, niet als de tot dusverre behandelde gevallen, als hermaphrodotisme,

---

1) Zie Balbiani, l. c. Pl. IX. Fig. 18. b.b.

2) Bij enkele soorten schijnt soms een nucleolus zich te ontwikkelen. Balbiani (l. c., blz. 40) meent hem bij Epistylis digitalis, grandis, Opercularia nutans, Carchesium polypinum en Cothurnia imberbis gezien te hebben; ik zelf zag hem bij Epistylis digitalis, flavicans (= grandis Balb. ?), Carchesium polypinum en Vorticella nebulifera. Meestal zocht ik echter ook bij deze soorten te vergeefs. Stein, die zeker de meeste ervaring op dit gebied heeft, miste hem steeds (l. c. II. blz. 66). Hij komt dus toch zeker slechts zeldzaam voor.

maar als echt gonochorisme (Haeckel) dient beschouwd te worden.

Den hoogsten tot nu bekenden vorm bereikt deze differentiatie in de ontwikkeling der mikrogonidien, die de knopvormige conjugatie der Vorticellinen voorbereidt. De mikrogonidien gedragen zich blijkbaar bij de conjugatie physiologisch volkomen als mannelijke elementen: ze zwerven vrij rond, zoeken, vinden en kiezen, door middel van een bijzonder, naar het schijnt, in verband met dit doel zich ontwikkelend onderscheidingsvermogen 1), de vastzittende, zich geheel passief — als vrouwelijke elementen — gedragende individu's (ze mogen makrogonidien heeten), met welke ze zich vereenigen, en wekken nu door deze vereeniging alle latere processen op De nucleus van het mikrogonidium treedt, na zich in kleinere elementen gesplitst te hebben, met de uiteengevallen massa van den nucleus van het makrogonidium samen, en vermoedelijk ten gevolge hiervan heeft de wederopbouw van den nucleus plaats. Het is dus waarschijnlijk, dat hier de nucleus van het mikrogonidium meer de functie van den (mannelijken) nucleolus, die van het makrogonidium meer de functie van den (vrouwelijken) nucleus der hermaphroditische Paramaecien en Oxytrichinen heeft. Tegen de opvatting van den nucleus van het mikrogonidium als aequivalent van den nucleolus spreekt zijne ontwikkeling door afsnoering van den nucleus niet, want ook echte nucleoli ontstaan hoogst waarschijnlijk op die wijze. Intusschen zoude toch de nucleolus van het mikrogonidium als een anatomisch veel minder hoog dan die der Paramaecien, Euplotinen en Oxytrichinen gedifferentieerde nucleolus op te vatten zijn, want

---

1) Zie boven blz. 113, tekst en aanmerking.

zijn bouw stemt met dien van den nucleus — zoover bekend is — overeen en ondergaat ook gedurende de conjugatie naar het schijnt dezelfde wijzigingen als deze: bepaaldelijk komt het niet tot differentiatie van zijnen inhoud in vezel- of staafjesvormige elementen. Misschien is echter in dit geval de geslachtelijke differentiatie meer aan het protoplasma verbonden. De verschillen in levenswijze der mikro- en makrogonidien, vooral met betrekking tot de acte van conjugatie, leeren althans, dat er een dergelijke differentiatie bestaat. In elk geval mogen wij beweren:

De Vorticellinen zijn gewoonlijk geslachteloos (homoloog aan gewone cellen), maar worden tijdelijk tot echte Gonochoristen.

Bij de stokvormende Vorticellinen ontwikkelen zich de mikrogonidien door snel herhaalde verdeeling van één door een acte van schijnbaar gewone verdeeling ontstaan individu. In deze laatstgenoemde acte nu van schijnbaar gewone verdeeling zoude het proces van geslachtelijke differentiatie te zoeken zijn: telkens zoude daarbij een vrouwelijk individu ontstaan, dat op de steel blijft zitten en, als oöspore, door verdeeling vrouwelijke, sessile, makrogonidien levert, en een mannelijk (androspore), dat zich snel achtereenvolgens in mikrogonidien splitst.

Bij het genus Vorticella zoude men het proces van knopvorming als de acte van geslachtelijke differentiatie te beschouwen hebben: een geslachteloos individu splitst zich in een kleiner, mannelijk en een grooter, vrouwelijk, individu.

Voor de juistheid der hier aangeduidde opvatting spreekt ten stelligste het feit, door ons bij Epistylis plicatilis geconstateerd, dat de mikrogonidien zich slechts met zoodanige individus conjugeren, die vroeger zelve door verdeeling androsporen hebben geleverd, dus, uit

oösporen voortgekomen, de beteekenis van (vrouwelijke) makrogonidien hebben. Hoogst waarschijnlijk conjugeeren zich ook de knoppen van Vorticella slechts met zulke individus, die zelve vroeger knoppen hebben geproduceerd, dus vrouwelijk geworden zijn.

Door het inéénsmelten van een mikrogonidium met een makrogonidium zoude nu een gewoon geslachteloos individu geregenereerd zijn, met eenen aan de gewone celkern volkomen homologen nucleus. Uit dit oogpunt der regeneratie tot een aan een volkomen cel beantwoordend individu verklaart zich ook de anders bevreemdende omstandigheid, dat de knopvormige conjugatie der Vorticellinen een blijvende, eene totale samensmelting is, en niet met het wederuitéén̈gaan der individus eindigt, zooals de conjugatie der hermaphoditische infusoria, die van het begin af volledige cellen zijn en ook steeds blijven. Beide gevallen stemmen — hetgeen uit een morphologisch gezichtspunt belangrijk is — nog speciëel daarin overeen, dat uit het regeneratieproces een aan een geslachtelijk niet gedifferentieerde cel beantwoordende vorm resulteert. Bij de Vorticellinen blijft deze bestaan tot aan een volgende conjugatieperiode; bij de Oxtytrichinen, Euplotinen en Paramaeciën keert reeds spoedig (met het weder verschijnen van den nucleolus) de geslachtelijke gedifferentieerde (hier hermaphroditische) toestand terug.

Lagere graden van gonochorisme, overgangen tot de schijnbaar alle sexueele beteekenis missende copulatie, die wij van Stylonychia beschreven hebben en die bij andere, vooral bij de lagere, protisten vrij gewoon schijnt te zijn, leveren vermoedelijk de gevallen, waarin Vorticellinen van nagenoeg of volkomen gelijke grootte en bouw, op steelen zittend of vrij zwermend, met elkander

inéénsmelten 1). Ik heb omtrent deze gevallen zoo goed als geen eigen ondervinding. Ook de opgaven, in de literatuur voorhanden, zijn, vooral wat de verhouding van den nucleus aangaat, zeer spaarzaam. Hetzelfde geldt ten aanzien van overgangen tusschen conjugatie en copulatie bij Oxytrichinen, die Stein aanneemt. Het zij daarom genoeg, op deze gevallen gewezen te hebben, wier nadere studie voor de phylogenie en de physiologische beteekenis der geslachtsverschillen misschien van niet minder gewicht zijn zal, als een voortgezette studie der conjugatie-verschijnselen der infusoria in het algemeen voor de theorie der geslachtelijke processen en bepaaldelijk der bevruchting.

Wellcome Library

1) Zie boven blz. 115.

VERKLARING DER AFBEELDINGEN.

PLAAT V.

Alle figuren zijn bij 450malige vergrooting geteekend.

Fig. 1—15. Verschillende ontwikkelingstoestanden van Opalina ranarum uit het darmkanaal van kikvorschlarven. (Fig. 2, 7—14 na inwerking van azijnzure dampen. In Fig. 9—14 zijn slechts kernen en cuticula geteekend.)

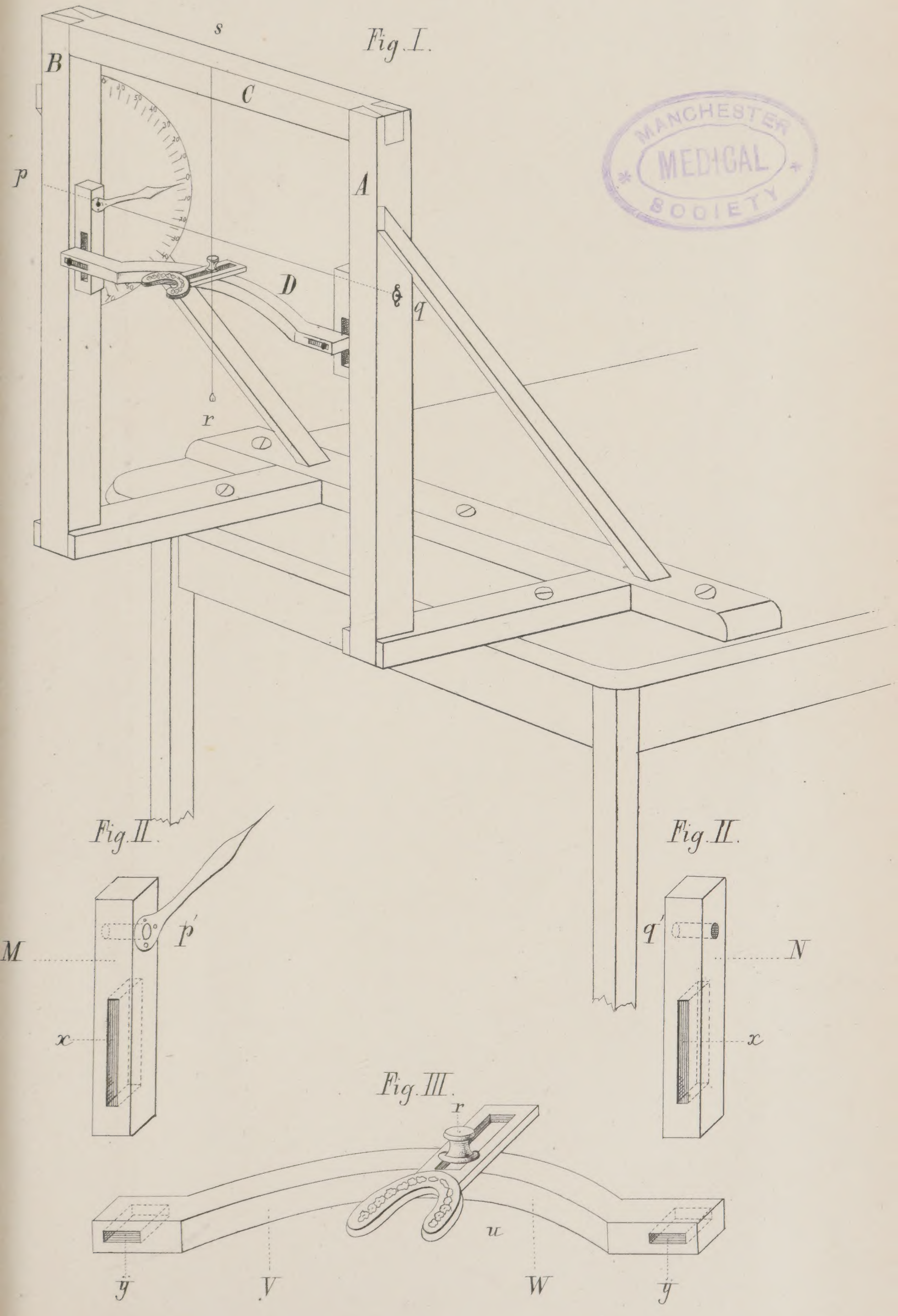
Fig. 16—20. Knopvorming van Vorticella microstoma. Zie blz. 108.

Fig. 21 en 22. Verdeeling en echte knopvorming van Vorticella microstoma zeer korten tijd na afloop der knopvorming conjugatie. De nucleus was nog niet weder tot den normalen vorm teruggekeerd. Zie blz. 131 vlg.

PLAAT VI.

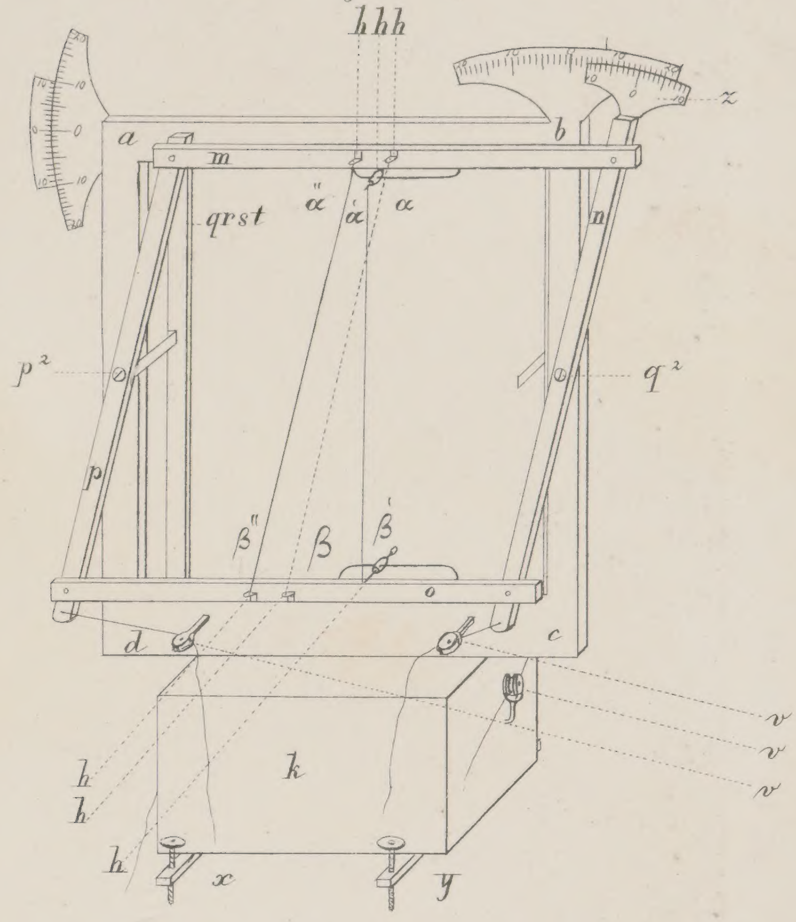
Fig. 1—10. Knopvormige conjugatie en hare gevolgen bij Vorticella microstoma. Vergrooting 450 malen. Zie blz. 170 vlg.

Fig. 11—19. Knopvormige conjugatie en hare gevolgen bij Epistylis plicatilis. Vergrooting 300 malen. Zie blz. 173 vlg.



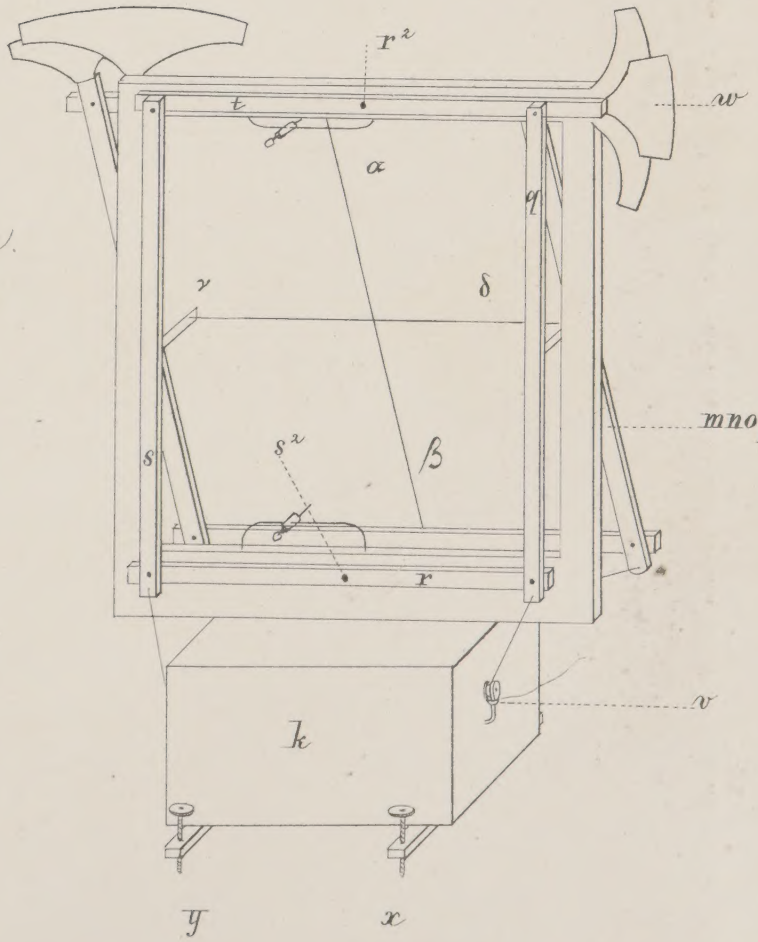
MANCHESTER MEDICAL SOCIETY

Fig. I.



Voorzijde.

Fig. II.



Achterzijde.

MANCHESTER MEDICAL SOCIETY

Fig. 3.

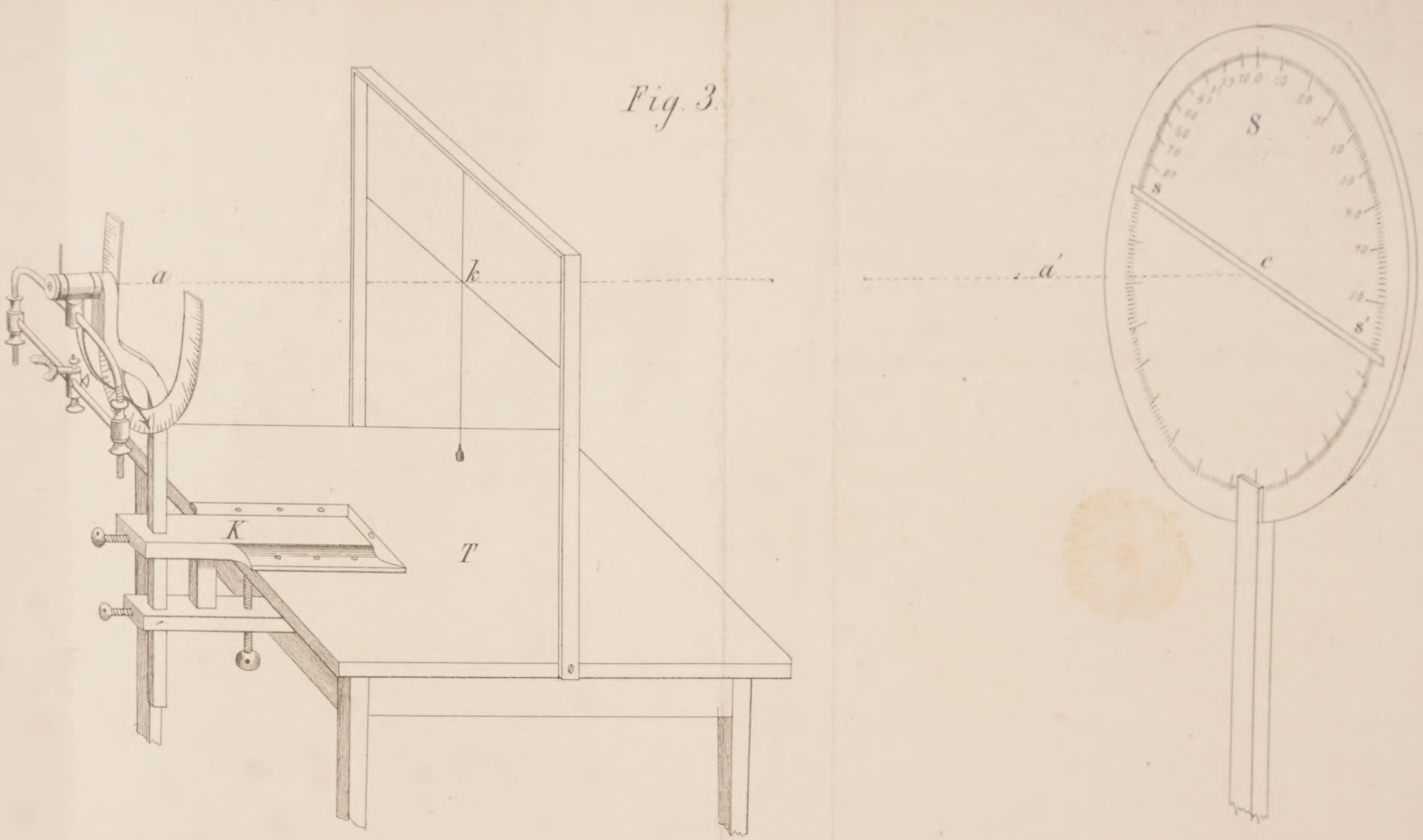


Fig. 1.

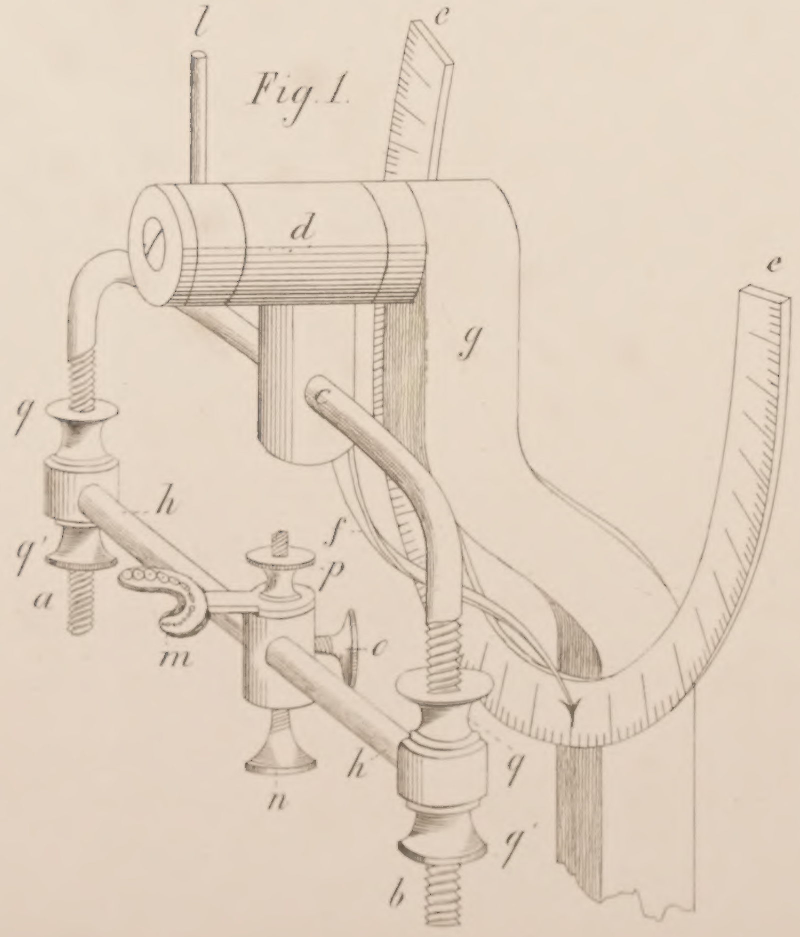
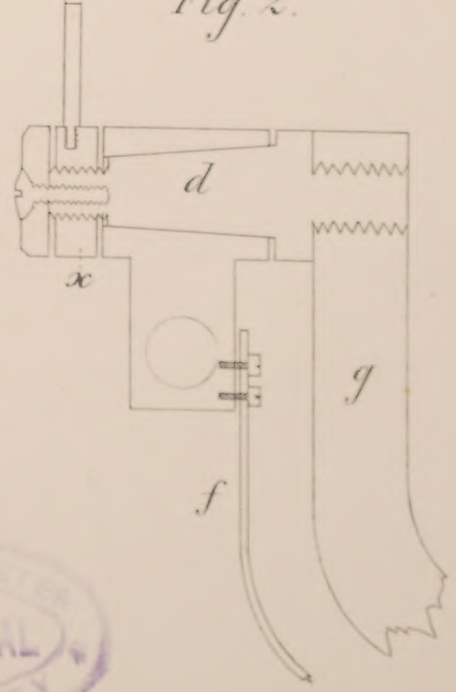
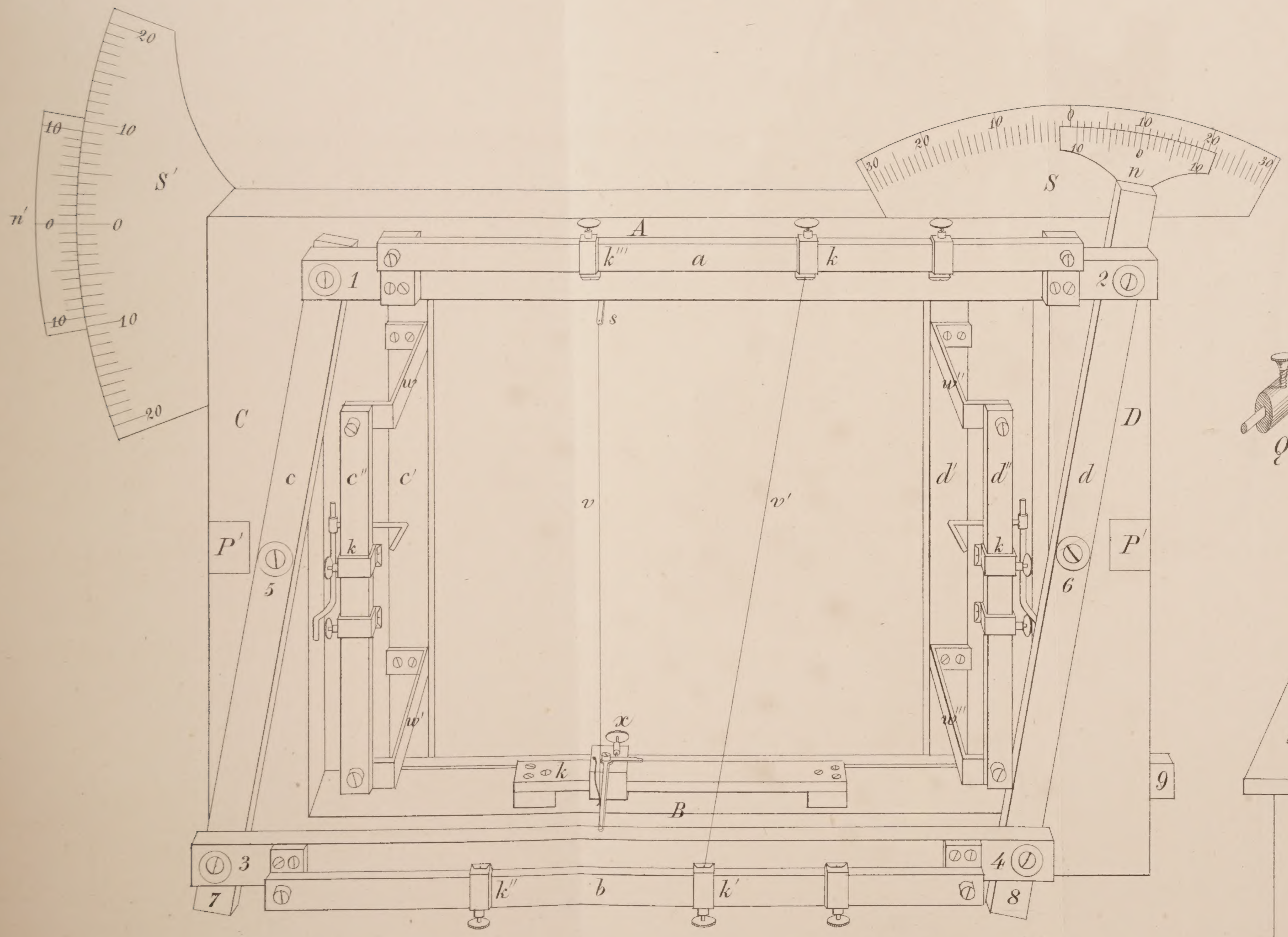
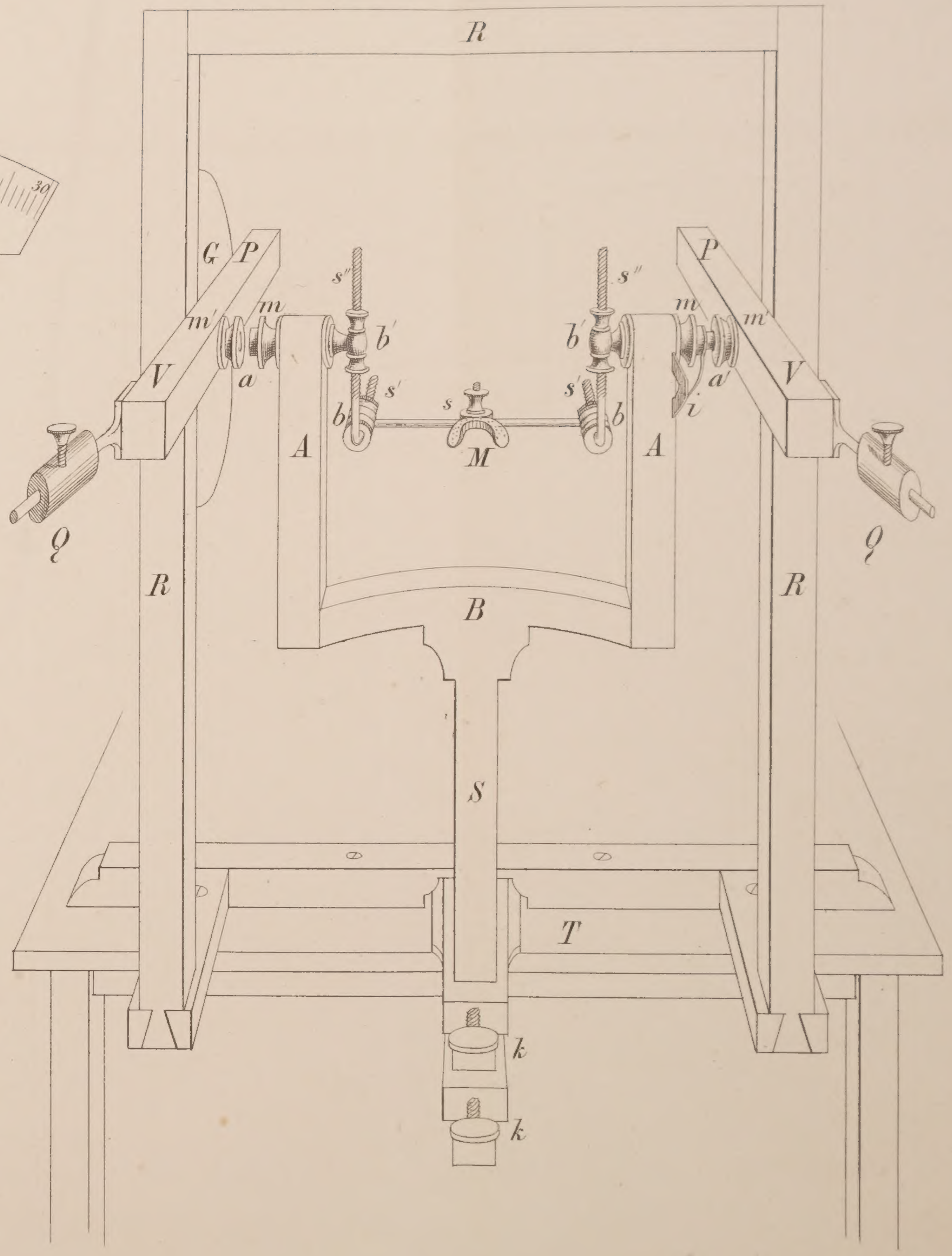


Fig. 2.

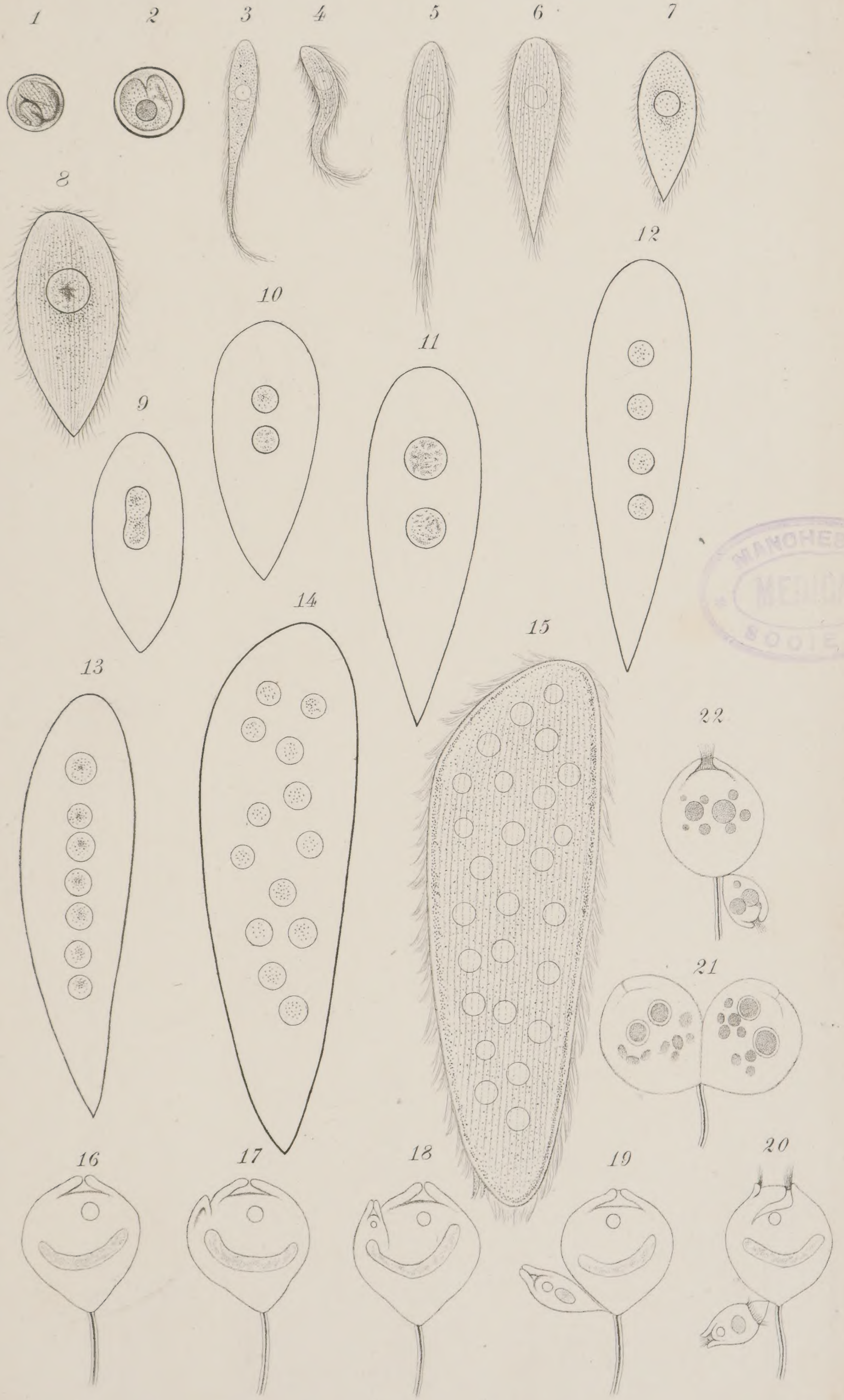


MANCHESTER MEDICAL SOCIETY



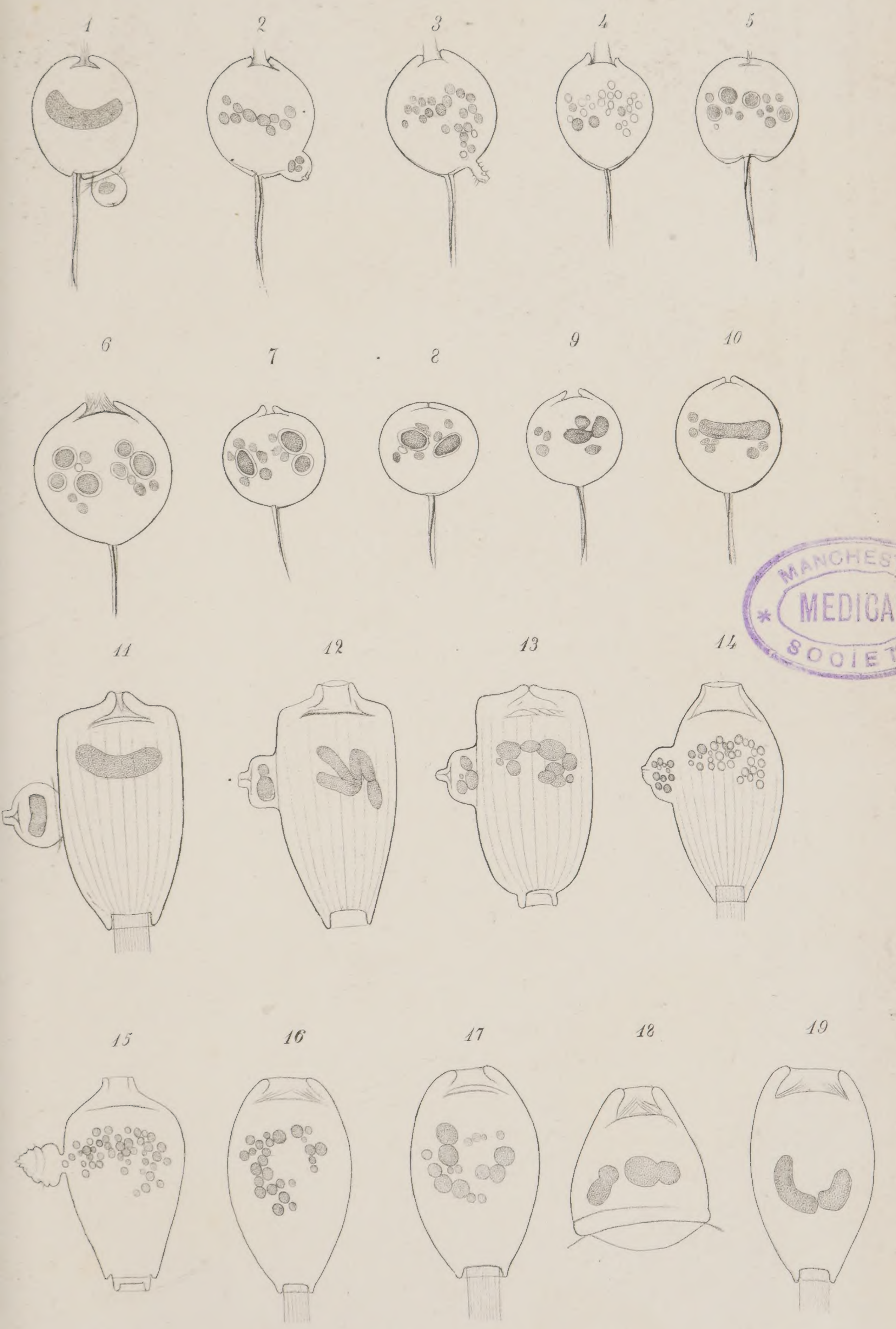


MANCHESTER MEDICAL SOCIETY



MANCHESTER MEDICAL SOCIETY

Th. W. ENGELMANN del.



MANCHESTER MEDICAL SOCIETY

Th. W. ENGELMANN del.

6 plates at end

T. G. D.

6 APR 94.